Russulales

2010

Proceedings of the congress held in Massembre (Belgium)
7-12 September 2010

Actes du Congrès organisé à Massembre (Belgique)
les 7-12 septembre 2010

READING ROOM

0 8 OKT. 2013

A. Fraiture (ed.)

Russulales-2010

Actes du Congrès tenu à Massembre (Belgique), les 7-12 septembre 2010
Proceedings of the Congress held in Massembre (Belgium), on September 7-12, 2010

BIBLIOTHEQUE DU JARDIN BOTANIQUE NATIONAL DE BELGIQUE
I V N 82 235
BIBLIOTHEEK VAN DE NATIONALE PLANTENTUIN VAN BELGIE
B133837

Meise
National Botanic Garden of Belgium

jardinbotanique.be

A.M.F.B.

Scripta Botanica Belgica
Miscellaneous documentation published by the National Botanic Garden of Belgium
Series editor: I. Hoste
Special editor of volume 51: A. Fraiture

Volume 51
A. Fraiture (editor)
Russulales-2010
Actes du Congrès tenu à Massembre (Belgique), les 7-12 septembre 2010 / Proceedings of the Congress held in Massembre (Belgium), on September 7-12, 2010

CIP Royal Library Albert I, Brussels

Russulales-2010. Actes du Congrès tenu à Massembre (Belgique), les 7-12 septembre 2010 / Proceedings of the Congress held in Massembre (Belgium), on September 7-12, 2010. André Fraiture (editor) – Meise, National Botanic Garden of Belgium, 2013. – 207 pp.; ill.; 25 × 17 cm. – (Scripta Botanica Belgica, vol. 51)

ISBN 9789072619914
EAN 9789072619914
ISSN 0779-2387
Subjects: Botany, Mycology
D/2013/0325/002

Copyright © 2013 National Botanic Garden of Belgium, Meise
Printed in Belgium by Peeters, Leuven

Cover illustrations: sporophores of *Lactarius aquizonatus*, *Russula puellaris*, *R. fragilis* and *R. risigallina* (aquarelles Omer Van de Kerckhove), spores of *Russula arnoldae*.
Cover design: Sven Bellanger

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 3 (2013)

Comité scientifique / Scientific Committee

Dr Slavomir Adamčik (Institute of Botany, Bratislava, Slovaquie / Slovakia)
Mrs Maria-Teresa Basso (Italie / Italy)
Dr Bart Buyck (Museum national d'histoire naturelle, Paris, France)
Mr René Chalange (Société mycologique de France)
Dr André Fraiture (Jardin botanique national de Belgique, Meise ; président AMFB)
Mr Marcel Lecomte (trésorier / treasurer AMFB, Belgique / Belgium)
Dr Machiel Noordeloos (Nationaal herbarium Nederland, Leiden, Pays-Bas / Netherlands)
Mr Paul Pirot (vice-président AMFB, Belgique / Belgium)
Dr Mieke Verbeken (Universiteit Gent, Belgique / Belgium)

Comité organisateur / Organizing committee
(Association des mycologues francophones de Belgique)

Président et secrétaire scientifique du Congrès : A. Fraiture
Vice-Président : P. Pirot
Secrétaire : M. Lecomte
Sponsoring : A. Loss
Avec le concours très efficace de / With the very effective help of: Françoise Draye, Jean-Marie Godart, Jean-Pierre Legros, Jean & Francine Lhoest, Albert Marchal, Camille et Gaby Mertens, Yolande Mertens, Charles Mottard, Jacques Nicolas, Joseph Pellicani, Claude Quintin, Jacqueline & Jean-Marie Sénelart, Oscar et Colette Troupin, Emile Vandecasteele, David Vallée.

Referee pour ce volume / Referee for this volume

F. Draye, D. Ertz, A. Fraiture, M. Lecomte, J. Nuytinck, P. Pirot, O. Raspé.

L'AMFB remercie pour leur soutien

Dexia, agence de Bouge (Namur)
BNP Paribas Fortis, agence de Couillet
Hainaut Développement, Mons
Commune d'Hastière
Jardin botanique national de Belgique (BR)
Domaine de Massembre
Mycologues du Luxembourg belge
Lloyds TSB, Luxembourg
Saunier Duval
Renault, Agence Renault Sud
Grafé Lecocq, Namur
MG Chauffage, Herve
Henrion Assurances, Oupeye
FaCoTherm, Liège
Hôtel Les Roses, Libin
Ethias Assurances
Brasserie de Chimay
Super GB Partner, Walcourt
Région Wallonne, Ministère des Affaires intérieures et de la Fonction publique
Région Wallonne, Division Nature et Forêts, Direction de la Nature
Trappiste Orval
CMI, Cockerill, Maintenance et Ingénierie
Fédération du Tourisme, Prov. de Namur
Ferrero
Laboratoires Ortis, Butgenbach

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 5-6 (2013)

TABLE DES MATIÈRES / CONTENTS

7 PREFACE

8 IN MEMORIAM

CONFÉRENCES / LECTURES

Introduction / Introduction

11 BUYCK B. — L'évolution de la taxonomie des Russulales [résumé - abstract].

12 HOFSTETTER V. — Introduction aux techniques moléculaires permettant de tester la classification des champignons [résumé - abstract].

Les « autres » Russulales / The "other" Russulales

13 FRAITURE A. & ALPAGO NOVELLO L. — A propos de l'observation de *Stephanospora chilensis* en Italie.

17 FRAITURE A. — Synopsis du genre *Lindtneria*.

39 DUHEM B. — Aperçu morphologique des Russulales « sans lames » [résumé - abstract].

Les Russulaceae européennes / European Russulaceae

40 CHALANGE R. — Russules rares ou peu connues.

49 NUYTINCK J. & VERBEKEN A. — A revision of *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales) in Europe.

60 ADAMČIK S., JANČOVIČOVÁ S. & VALACHOVIČ M. — Russulaceae (Russulales, Agaricomycotina, fungi) in the thermophilous oak forests of W Slovakia.

73 BASSO M.T. — Lactaires intéressants, méconnus ou nouveaux de la zone méditerranéenne.

79 ALPAGO NOVELLO L. — Une petite russule peu connue : *R. arpalices* Sarnari.

Les Russulales américaines - comparaison avec les espèces européennes / American Russulales - comparison with European species

82 PETERSEN R. & HUGHES K.W. — The concept of "taxa" in some non-mycorrhizal Russulales.

91 METHVEN A. — North American and European species of *Lactarius*.

106 NUYTINCK J., DHOOGE E. & VERBEKEN A. — *Lactarius* (Russulales) in Europe and North America: some look-alikes tested molecular- and morphologically.

117 BUYCK B. & ADAMČIK S. — The *Russula xerampelina* complex (Russulales, Agaricomycotina) in North America.

132 GEML J. & TAYLOR D.L. — Biodiversity and molecular ecology of *Russula* and *Lactarius* in Alaska based on soil and sporocarp DNA sequences.

Les Russulaceae tropicales / Tropical Russulaceae

146 Pirot P. — Russulales de Madagascar – observations de terrain.

Derniers résultats des recherches sur les Russulales / Latest results of the researches on Russulales

152 Van de Putte K., Nuytinck J. & Verbeken A. — *Lactarius volemus* (Russulales): from a traditional morphological species to a worldwide species complex.

162 Verbeken A. & Nuytinck J. — Not every milkcap is a *Lactarius*.

169 Stubbe D., Nuytinck J. & Verbeken A. — Global phylogeny of *Lactarius gerardii* and allied species [résumé - abstract].

170 Buyck B. & Hofstetter V. — Vers une nouvelle classification infragénérique des russules [résumé - abstract].

Conférences-atelier / Workshops-conferences

171 Lecomte M. — Les réactifs sulfoaldéhydiques (SAL) et leur utilisation pour l'étude des Russulales.

174 Thorn J. — Détermination de la couleur de la sporée des russules par photo numérique et traitement avec PAINT.

177 Henriot A. — Utilisation du logiciel Piximètre pour les mesures au microscope [résumé - abstract].

178 Robert V. — BioloMICS, a software for the identification of russulas [résumé - abstract].

179 Excursions / Excursions

Session artistique / Artistic session

185 **Présentation des artistes / Presentation of the artists**

Conférences / Lectures

196 Duhem B. — La réalisation d'un vélin pour le muséum de Paris [résumé - abstract].

197 Van de Kerckhove O. — Aquarelle technique for mushrooms illustration [résumé - abstract].

199 Programme du Congrès / Congress programme

203 Liste des participants / List of participants

PREFACE

L'Association des Mycologues Francophones de Belgique (AMFB) rassemble des naturalistes appartenant à tous les cercles de mycologie de Wallonie et de Bruxelles. Cette jeune association a déjà à son actif l'organisation de plusieurs réunions internationales : le Congrès de la Société Mycologique de France en 2006, le Congrès *Russulales-2010* en 2010, les *Journées Européennes du Cortinaire* (J.E.C.) en 2011, ainsi que trois séminaires de microscopie, en 2009, 2012 et 2013.

Russulales-2010 a eu pour ambition de réunir tous les mycologues intéressés par les Russulales. Ce congrès fut inhabituel à plus d'un titre. Tout d'abord, il était consacré à la systématique, l'écologie, la floristique et la chorologie d'un groupe très restreint de champignons. Ensuite, il a été à la fois un congrès de terrain, avec excursions, salle de microscopie et exposition de champignons frais, et un congrès scientifique, avec de nombreuses séances de communications. De ce fait, les mycologues amateurs y ont côtoyé les scientifiques les plus pointus, ce qui explique la diversité de sujet et de style des communications qui sont reproduites dans le présent volume. Les langues officielles du Congrès étaient le français et l'anglais.

Une autre originalité de *Russulales-2010* est que le programme proposait également cinq conférences-ateliers sur des thèmes divers, suivies de travaux pratiques. *Last but not least*, il faut enfin mentionner la session artistique, qui rassembla cinq aquarellistes de grand talent. Ceux-ci ont exposé une sélection de leurs œuvres et ont réalisé des aquarelles mycologiques pendant toute la durée du congrès.

FOREWORD

The AMFB (Association of the French-speaking Belgian mycologists) gathers naturalists coming from all the mycological societies in Wallonia and Brussels. This young association already organized several international meetings: the Congress of the Société Mycologique de France in 2006, the Congress *Russulales-2010* in 2010, the *Journées Européennes du Cortinaire* (J.E.C.) in 2011, as well as three seminars of microscopy, in 2009, 2012 and 2013.

Russulales-2010 had for ambition to gather all the mycologists interested in Russulales. This congress was unusual in many respects. First of all, it was dedicated to the systematics, the ecology, the floristics and the chorology of a very restricted group of fungi. Then, it was at the same time a congress of field mycology, with excursions, microscopy room and exhibition of fresh sporophores, and a scientific congress, with many lecture sessions. Therefore, amateur and professional mycologists were gathered. This diversity explains the diversity of subject and style which can be observed in the communications reproduced in the present volume. The official languages of the Congress were English and French.

Another originality of Russulales-2010 is that the program proposed also five workshop-conferences on various topics, followed by practicals. Last but not least, we finally have to mention the artistic session, which gathered five watercolorists of great talent, who presented an exhibition with a selection of their works and realized mycological watercolours during the congress.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 8-9 (2013)

Hommage

Nous souhaitons rendre ici hommage à deux de nos collègues et amis, disparus peu de temps avant le Congrès *Russulales-2010*, et qui étaient de grands connaisseurs des Russulales. Ils nous ont beaucoup manqué.

Ruben Walleyn (1966-2008)

Le 19 septembre 2008, Ruben nous a quittés, fauché par le cancer en pleine fleur de l'âge. Ruben était un excellent mycologue. Il était un des principaux piliers de la mycologie flamande et donc belge. Les Russulales figuraient parmi ses centres d'intérêt favoris et il préparait plusieurs publications sur ce sujet, avec Guy Le Jeune. Il avait aussi un dynamisme et un rayonnement qui ne pouvaient laisser indifférent, de même que sa compétence, son enthousiasme et son ouverture d'esprit.

Voir aussi :
http://www.mtsn.tn.it/russulales-news/people.asp?name=Ruben%20Walleyn

Claude Lejeune (1952 - 2009)

Nous voulons également saluer la mémoire de notre ami Claude Lejeune, disparu le 1er novembre 2009. Après avoir mené une vie de journaliste, d'entrepreneur et de cinéphile, il avait découvert la mycologie. Il était rapidement devenu un passionné et grand spécialiste des russules, genre à propos duquel il publia divers articles dans le Bulletin de la Société mycologique de Strasbourg. Il se faisait un plaisir à l'idée d'être présent à ce grand rassemblement.

Voir aussi : Trendel J.M. (2009) In memoriam Claude Lejeune. *Bull. Soc. mycol. Strasbourg* **102**: 40-42.V

Homage

We would like to pay tribute to two recently departed colleagues and friends, who left us just prior to the *Russulales-2010* Congress. Both were specialists of the Russulales. They will be greatly missed.

Ruben Walleyn (1966-2008)

On 19 September 2008, Ruben was cut down in the prime of his life, after a protracted battle with cancer. He was an accomplished mycologist who was a pillar within the Flemish and Belgian mycology community. The Russulales was among his favourite centres of interest, where he prepared several publications on the subject in collaboration with Guy Le Jeune. His dynamism and passion for mycology left no one indifferent, not to mention his competence, enthusiasm and open-mindedness.

See also :
http://www.mtsn.tn.it/russulales-news/people.asp?name=Ruben%20Walleyn

Claude Lejeune (1952 - 2009)

We also want to pay homage to our friend Claude Lejeune, who passed away on 1 November 2009. He discovered mycology after his life as journalist, entrepreneur and cinephile. His interest in mycology grew rapidly and he soon became an expert in the genus *Russula*, publishing several articles in the Bulletin de la Société mycologique de Strasbourg. He was looking forward to attending this congress.

See also : Trendel J.M. (2009) In memoriam Claude Lejeune. *Bull. Soc. mycol. Strasbourg* **102**: 40-42.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 11 (2013)

L'évolution de la taxonomie des Russulales

Bart Buyck

Museum national d'histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris, France
buyck@mnhn.fr

Résumé. – L'évolution chronologique depuis la circonscription de la série des Asterosporées de Malençon à celle du concept phylogénétique le plus récent du « russuloid clade » ou « Russulales » est discutée. La valeur des caractères micro- et macroscopiques pour la délimitation et la définition de l'ordre des Russulales et de la famille des Russulaceae est reconsidérée en fonction des résultats obtenus par la biologie moléculaire.

Abstract. – Evolution of the taxonomy of Russulales. The chronological evolution since the circumscription of the Asterosporées series of Malençon to the most recent phylogenetic concept of the "russuloid clade" or "Russulales" is discussed. The value of the micro- and macroscopic characters for the delimitation and the definition of the order Russulales and the Russulaceae family is reconsidered, based on the results obtained by molecular biology. [Translated by the editor]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 12 (2013)

Introduction aux techniques moléculaires permettant de tester la classification des champignons

Valérie Hofstetter

Agroscope Changins-Wädenswil, Case postale 1012, CH-1260 Nyon 1, Suisse
valerie.hofstetter@acw.admin.ch

Résumé. – Des généalogies ou phylogénies des espèces basées sur l'analyse de caractères moléculaires sont de plus en plus fréquentes dans les publications scientifiques s'intéressant à la classification des champignons. La reconstruction et l'interprétation de ces phylogénies suivent des règles précises, qui ne sont pas toujours respectées par les scientifiques (alignement des données, congruence des données, importance de l'« outgroup », solidité de la reconstruction phylogénétique et interprétation des résultats). Cette présentation vise à familiariser le lecteur intéressé à la systématique moléculaire aux règles de bases, aux méthodes et à l'interprétation des phylogénies.

Abstract. Introduction to the molecular techniques allowing to test the classification of fungi. Genealogies or phylogenies of species based on the analysis of molecular characters are more and more frequent in the literature concerning the classification of fungi. The reconstruction and the interpretation of these phylogenies follow precise rules, which are not always respected by the scientists (data alignment, congruence of the data, importance of the "outgroup", robustness of the phylogenetic reconstruction and interpretation of the results). This presentation aims to familiarize the reader interested in the molecular systematics to the basic rules, methods and phylogenies interpretation. [Translated by the editor]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 13-16 (2013)

A propos de l'observation de *Stephanospora chilensis* en Italie

André Fraiture [1] & Licia Alpago Novello [2]

[1] Jardin botanique national de Belgique, Domaine de Bouchout, B-1860 Meise, Belgique – fraiture@br.fgov.be
[2] 17 Via Unità d'Italia, I-37132 Verona, Italie – licia.alpago@libero.it – http://licia-alpago.polettini.net

Résumé. – La récolte de *Stephanospora chilensis* faite à Belluno (Italie) est décrite et des photos des spores au MEB sont montrées. Une brève discussion montre l'intérêt de cette découverte et mentionne les principales différences avec *S. caroticolor*, espèce avec laquelle *S. chilensis* pourrait être confondue.

Abstract. – About the observation of *Stephanospora chilensis* in Italy. The specimen of *Stephanospora chilensis* collected at Belluno (Italie) is described and SEM pictures of the spores are proposed. A short discussion shows the interest of this collection and gives the main differences with *S. caroticolor*, a species with which *S. chilensis* could been confused.

Key words. – *Stephanospora chilensis*

INTRODUCTION

En 2008, l'une d'entre nous (L.A.N.) a eu la chance de trouver une dizaine de ces fructifications tubéroïdes d'un jaune-orange frappant, dans la vallée du Piave, à Belluno (Italie), en zone préalpine, à une altitude de 850 m. Elle avait déjà vu *Stephanospora caroticolor* à un Comité Scientifique de l'Association Mycologique Bresadola et, avec son ami mycologue Enrico Bizio qui herborisait avec elle, ils avaient pensé tout de suite à cette espèce, sans doute la plus connue du genre *Stephanospora*. La photographie publiée par Breitenbach & Kränzlin (1986: pl. 491) et la description correspondante semblaient confirmer cette détermination.

Toutefois, avant d'écrire un petit article sur cette récolte assez rare, Bizio a étudié la microscopie et a constaté que les spores étaient plus densément épineuses que celles de *S. caroticolor*, avec des épines coniques moins longues, et qu'elles n'étaient pas pourvues d'une collerette (couronne) aussi évidente à la base.

Après des recherches dans la littérature et sur Internet, ils ont conclu que leur récolte correspondait à *Stephanospora chilensis*, espèce qui n'était pas encore signalée pour l'Italie (Bizio et al. 2009). C'est ce même spécimen qui fait l'objet de ce petit article. Il a été réétudié par A.F., au microscope optique et au microscope électronique à balayage.

DESCRIPTION

Fructifications hypogées, les plus mûres faisant à peine saillie au-dessus de la surface du sol, irrégulières, arrondies ou un peu aplaties, irrégulièrement bosselées, avec un poids spécifique peu élevé, sans cordon mycélien (fig. 1). Péridium velouté, friable, çà et là rongé par les insectes, d'une couleur jaune-orange très évidente, devenant orange-roussâtre à la manipulation. En coupe, gleba de couleur jaune

Figure 1 – *Stephanospora chilensis*, carpophores récoltés à Melere (spécimen E. Bizio 2008071603, photo A. Aiardi).

d'oeuf ou presque rouge brique, présentant un aspect marbré, avec de petites logettes irrégulières séparées par des parois blanchâtres. Spécimens frais dégageant une odeur marquée d'iodoforme, qui disparaît dans les exsiccata. Ces derniers colorent en jaune le papier qui est en contact avec eux pour une longue durée ; ce fait avait déjà été observé par Berkeley (1844) et Bataille (1910) pour *S. caroticolor* (sub *Hydnangium carotaecolor*) et par Vidal (2004) pour *S. caroticolor* et *S. aurantiaca*.

Spores à symétrie radiaire, de 9-11 (-12,5) · 7-9 (-10) µm ; ornées de nombreuses épines triangulaires aplaties, longues de 1,0-2,0 (-2,5) µm et pouvant former par endroits des crêtes très courtes ; base de la spore ornée d'une collerette ou « couronne » (voir fig. 2) haute de 1,0-1,5 µm et large d'environ 3,0-3,5 µm (diamètre), formée par la fusion partielle des épines entourant la base de la spore ; cette collerette n'est bien visible que sur une minorité de spores ; elle entoure l'appendice hilaire, qui est très réduit mais parfois mis en évidence par la présence d'un fragment du stérigmate (fig. 3). La paroi sporale est épaisse d'1,0-1,5 µm et fortement colorée de bleu dans le bleu coton lactique (cyanophilie) ; nous n'avons pas observé de réaction amyloïde du sommet des aiguillons, telle que décrite par Bizio et al (2009). Basides 4-sporiques [Bizio et al. 2009 ont observé la présence de quelques basides 2-sporiques], larges de 11-13 µm, contenant

Figure 2 – *Stephanospora chilensis*, spores observées au MEB ; la flèche indique la couronne (spécimen E. Bizio 2008071603).

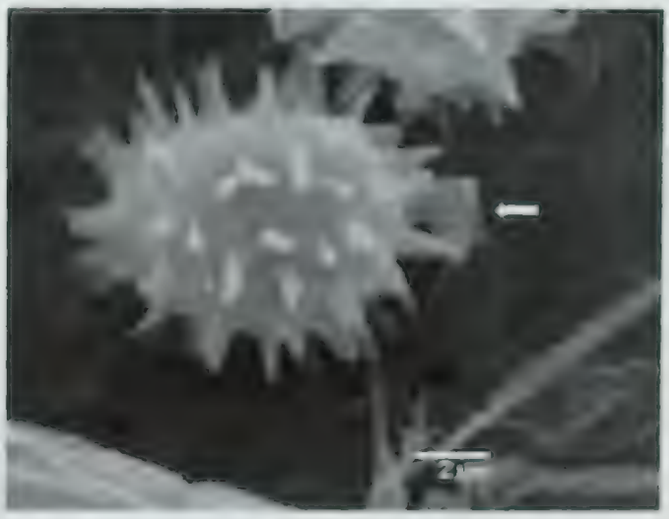


Figure 3 – *Stephanospora chilensis*, spore observée au MEB ; la flèche indique le fragment de stérigmate, toujours attaché à l'apicule et entouré par la couronne (spécimen E. Bizio 2008071603).

de nombreux globules cyanophiles d'environ 3 µm diam.

Habitat – Au bord d'un chemin, sur une pente bien ensoleillée, entre les racines de buissons de feuillus, sur terre nue. Le bois qui surplombe la station est composé de hêtres (*Fagus*) et de vieux épicéas (*Picea abies*, « abete rosso »).

Matériel récolté – Melere, Trichiana (BL), Italie, 16.VII.2008, 12 fructifications. Legit Enrico Bizio et Licia Alpago-Novello – Herbier : E. Bizio 2008071603.

DISCUSSION

Vidal (2004) a revu le genre *Stephanospora*. Il y maintient quatre espèces : *S. caroticolor* (Berk.) Pat., *S. chilensis* (E. Horak) J.M. Vidal, *S. flava* (Rodway) G.W. Beaton, Pegler & T.W.K. Young et *S. aurantiaca* (R. Heim & Malençon) J.M. Vidal (syn.: *Hydnangium aurantiacum* R. Heim & Malençon). Il en exclut par contre trois autres espèces : *S. corneri* Pegler & T.W.K. Young et *S. penangensis* Corner & Hawker – qu'il considère toutes deux comme des synonymes de *Octaviania malaiensis* (Corner & Hawker) Pegler & T.W.K. Young – et *S. redolens* (G. Cunn.) E. Horak, qu'il classe dans le genre *Gymnomyces*.

Si on compare *Stephanospora chilensis* à l'espèce plus connue *Stephanospora caroticolor*, la différence est surtout visible au microscope et concerne essentiellement l'ornementation des spores. Selon Vidal (2004), *S. caroticolor* a des spores ornées d'épines hautes de 2,5-5,0 µm et d'une couronne très apparente, haute de 1,5-2,5 µm et mesurant 5-9 µm de diamètre, formée par la fusion complète des épines basales (voir aussi les photos au MEB publiées par Calonge et al. 2002). Par contre, selon Vidal, *S. chilensis* a des spores avec des épines hautes de 1,25-2,5 µm et une couronne souvent peu distincte, haute de 1,0-1,5 µm et d'un diamètre de 3,5-5,0 µm, formée par la fusion incomplète des épines basales (figs 2 et 3). C'est donc bien à cette dernière espèce que la récolte dont nous parlons appartient.

L'examen de ce spécimen au MEB permet de voir que certaines spores portent un fragment de stérigmate, ainsi qu'on l'observe chez d'autres champignons gastéromycétoïdes. On constate en outre que les spores de *Stephanospora* ont une symétrie radiaire autour de l'axe qui passe par l'appendice hilaire. Il s'agit donc de statismospores, comme on en trouve chez la plupart des espèces hypogées.

La grande proximité des genres *Stephanospora* et *Lindtneria* a été démontrée par des études moléculaires et morphologiques (Martin et al. 2004), ainsi que par l'étude de l'ultrastructure de la paroi sporale (Keller 1986). Les spores des *Lindtneria* présentent toutefois une symétrie bilatérale, avec un apicule déjeté latéralement (balistospores). Il semble que cette étroite parenté entre espèces « séquestrées » et un genre corticioïde soit un cas unique.

Comme son nom l'indique, *S. chilensis* a été décrit du Chili [sub *Octavianina chilensis* Horak 1964], mais il existe également en Europe. En effet, Vidal (2004) a montré que les spécimens récoltés jadis en Bavière (Allemagne) et décrits sub *Hydnangium aurantium* (Soehner 1941) et *Stephanospora caroticolor* (Soehner 1949) sont en fait des *S. chilensis*. On peut y ajouter l'Italie, pays dans lequel la récolte commentée dans le présent article a été faite récemment (Bizio et al. 2009).

Il est possible que *Stephanospora chilensis* soit moins rare en Europe qu'on ne le pense. Il serait utile de revoir au microscope tous les spécimens de *S. caroticolor*.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement A. Aiardi pour la photo des spécimens et M. de Haan (BR) pour les photos des spores au microscope (MEB).

BIBLIOGRAPHIE

Bataille M.F. (1910) Champignons rares ou nouveaux de la Franche-Comté. *Bull. Soc. mycol. France* **26**: 138-149.

Berkeley M.J. (1844) Notices of British Fungi [n° 257-322]. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 1 **13**: 340-360.

Bizio E., Alpago-Novello L. & Aiardi A. (2009) Segnalazione di due interessanti ipogei affioranti in provincia di Belluno : *Stephanospora chilensis* e *Gautieria graveolens*. *Parliamo di Funghi* **17** (1): 17-36.

Breitenbach J. & Kränzlin F. (1986) Champignons de Suisse, 2 – Champignons sans lames, Hétérobasidiomycètes, Aphyllophorales, Gastéromycètes. Ed. Mykologia, Lucerne, 412 p.

Calonge F.D., García F. & Juste P. (2002) Nuovi dati sui funghi ipogei della Spagna, IX – *Pachyphloeus macrosporus* sp. nov. *Boll. Gruppo micol. G. Bresadola (Trento)*, N.S. **45** (2): 51-61.

Horak E. (1964) Fungi austroamericani, IX – Beitrag zur Kennis der Gattung *Gautieria* Vitt., *Martiella* Matt. und *Octavianina* Kuntze in Südamerica (Chile). *Sydowia* **17:** 308-313.

Keller J. (1986) Ultrastructure des parois sporiques de quelques aphyllophorales. *Mycol. helvetica* **2** (1): 1-34.

Martín M.P., Raidl S. & Telleria M.T. (2004) Molecular analyses confirm the relationship between *Stephanospora caroticolor* and *Lindtneria trachyspora*. *Mycotaxon* **90** (1): 133-140.

Soehner E. (1941) Deutsche Hydnangiaceae. *Z. Pilzk.* NF **20** (3/4): 108-119.

Soehner E. (1949) Deutsche Hydnangiaceae. *Z. Pilzk.* NF **21** (3): 11-20.

Vidal J.M. (2004) The genus *Stephanospora* Pat., two new combinations. *Revista Cat. Micol.* **26**: 97-111.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 17-38 (2013)

Synopsis du genre *Lindtneria*

André Fraiture

Jardin botanique national de Belgique, Domaine de Bouchout, B-1860 Meise, Belgique – fraiture@br.fgov.be

Abstract. – A synopsis of the genus *Lindtneria*. A synopsis of *Lindtneria* is proposed, mainly based on a critical compilation of the literature. It contains a discussion on the relationships between the genera *Lindtneria*, *Mycolindtneria*, *Cyanobasidium*, *Cyanohypha* and *Botryohypochnus* and on the position of the genus *Lindtneria* in the systematics. The main characters of *Lindtneria* are listed. Then nomenclature and diagnostic characters are given for each species of the genus. An identification key is proposed (with English translation).

Résumé. – Un synopsis du genre *Lindtneria* est proposé, essentiellement sur base du dépouillement critique de la littérature. Il comporte une discussion sur les rapports entre les genres *Lindtneria*, *Mycolindtneria*, *Cyanobasidium*, *Cyanohypha* et *Botryohypochnus* et sur la position du genre *Lindtneria* dans la systématique. Les principaux caractères morphologiques des *Lindtneria* sont passés en revue, puis la nomenclature et les caractères distinctifs sont donnés pour chaque espèce du genre. Une clé de détermination est proposée.

Key words. – *Lindtneria*

INTRODUCTION

Le genre *Lindtneria* est mal connu. Sa délimitation est mal établie. En outre, les espèces qu'il contient sont souvent très rares, plusieurs d'entre elles n'étant même connues que de la récolte type. Certains caractères fréquemment utilisés pour l'identification de ses espèces n'ont probablement qu'une faible valeur taxonomique (hyménophore poré, hydnoïde, tuberculé, lisse, ...), alors que l'ornementation des spores, qui est certainement beaucoup plus importante, ne peut être observée parfaitement que par l'utilisation du microscope électronique à balayage (MEB), ce qui est une difficulté supplémentaire.

Nous présentons ci-dessous un synopsis des données actuellement disponibles sur le genre *Lindtneria*. Il est essentiellement basé sur un dépouillement critique de la littérature et sur quelques observations personnelles.

GENRE *LINDTNERIA* PILÁT

Lindtneria Pilát, *Stud. bot. Čechoslov.* **1** (2): 72 (1938) ; emend. Jülich, *Persoonia* **9** (3): 418 (1977).

Espèce type : *Lindtneria trachyspora* (Bourdot & Galzin) Pilát.

Synonymes :

Cyanobasidium Jülich, *Persoonia* **10**: 327 (1979).

Mycolindtneria Rauschert, *Feddes Repert.* **98**: 660 (1987) [voir aussi Rauschert, *Hausskneehtia* **4**: 53 (1988)].

La description du genre *Lindtneria* par Pilát (1938) est très succincte et n'inclut aucun

caractère microscopique. Elle est fortement complétée par Jülich (1977). On peut résumer comme suit les principaux caractères du genre (les parties entre crochets sont ajoutées par nous) :

Basidiocarpe membraneux-tendre. Surface hyméniale lisse, merulioïde à poroïde, [voire granuleuse à odontioïde]. Système hyphal monomitique. Hyphes bouclés ou non, souvent enflés au niveau des ramifications [celles-ci souvent à angle droit]. Basides 4-sporiques, contenant des guttules très cyanophiles [pouvant confluer en guttules plus larges au cours de la maturation. Basides moyennement allongées, le rapport L/l moyen, stérigmates non inclus, est compris entre 2,50 et 5,0 (sauf pour *L. panphyliensis*, où il est d'environ 2,25)]. Spores globuleuses à largement ellipsoïdes, à paroi très cyanophile, ornée d'épines parfois accompagnées de crêtes en forme d'ailes.

Le genre *Mycolindtneria* a été décrit par Rauschert (1987, 1988) pour remplacer *Lindtneria* Pilát (1938), dédié à V. Lindtner (Beograd). Rauschert considérait en effet ce dernier nom de genre comme invalide, car étant un quasi-homonyme (« parhomonyme ») postérieur de *Lindneria* Th. Dur. & Lubbers, in Durand (1890: 216), un genre de Liliaceae dédié à M.O. Lindner (Bruxelles). Rauschert (1988) y combine 5 espèces : *M. flava*, *M. leucobryophila*, *M. pellicularis*, *M. pterospora* et *M. trachyspora*. Signalons, à titre de comparaison, le récent remplacement de *Lindnera* Kurtzman et al. (2008, Saccharomycetales), non *Lindnera* Fuss (1866, Tiliaceae) par *Cyberlindnera* Minter (2009). Ce dernier remplacement est inévitable puisqu'il s'agit d'une parfaite homonymie (McNeill et al. 2012 : Art. 53.1). Par contre, il nous semble que le rejet du genre *Lindtneria* Pilát est excessif et que celui-ci doit être maintenu, pour les raisons suivantes :

- Il ne s'agit pas d'un homonyme mais seulement d'un quasi-homonyme.
- Les deux genres appartiennent à des groupes extrêmement différents et il n'y a aucun risque de confusion. Dès lors, on n'entre pas dans le champ d'application de l'Art. 53.3 (« When two or more names of genera or species based on different types are so similar that they are likely to be confused (because they are applied to related taxa or for any other reason) they are to be treated as homonyms »).
- Le genre *Lindtneria* est utilisé par les mycologues et il apparaît dans de nombreuses publications. Il est le genre type de la famille des Lindtneriaceae Jülich (1981), laquelle est la famille type de l'ordre des Lindtneriales Jülich (1981).
- Les seules combinaisons qui ont été faites dans le genre *Mycolindtneria* sont celles qui ont été faites par Rauschert (1988) lors de la création du genre.
- La check-list des champignons corticioïdes de Hjortstam (1998) reconnaît le genre *Lindtneria* et dit : « obviously not a homonym of *Lindneria* ». La flore *Nordic macromycetes* (Hansen & Knudsen 1997) utilise le genre *Lindtneria* et place *Mycolindtneria* en synonymie. Kotiranta & Saarenoksa (1993) pensent également que ces deux noms ne sont pas des parahomonymes.

Le genre *Cyanobasidium* a été décrit par Jülich (1979). La description originale de ce genre est très voisine de celle du genre *Lindtneria*, les principales divergences étant que la dilatation de certains hyphes n'est pas signalée chez *Cyanobasidium*, que les hyphes basaux de ces derniers sont larges, à paroi épaisse et cyanophile et que ses spores sont seulement verruqueuses (« warty »).

A ce jour, quatre espèces ont été combinées dans le genre *Cyanobasidium*. Lors de la description du genre, Jülich (1979) y a classé *C. chordulatum* et *C. asperulum*. Hjortstam & Ryvarden (2005) y ont combiné *Lindtneria pellicularis* et *Botryohypochnus microverrucisporus*.

C. chordulatum est rangée dans les *Botryohypochnus* par Langer (1994). Elle est par contre combinée dans le genre *Lindtneria* par Hjortstam (1987). Dans leurs check-lists des corticioïdes, Hjortstam & Larsson (1994) et Hjortstam (1998) confirment cette opinion mais Hjortstam & Ryvarden (2005) reviennent en arrière sur ce point. Hansen & Knudsen (1997) classent également l'espèce dans les *Lindtneria* et nous adoptons cette façon de voir. Comme cette espèce constitue le type du genre *Cyanobasidium*, nous devons placer ce dernier parmi les synonymes du genre *Lindtneria*.

Jülich (1982) retire *C. asperulum* du genre *Cyanobasidium* et crée le genre ***Cyanohypha*** pour le ranger, parce que cette espèce a des basides 6-8-sporiques, ne contenant pas de

guttules cyanophiles, alors que la description du genre *Cyanobasidium* Jülich mentionne des basides 4-sporiques contenant des globules fortement cyanophiles. Le genre *Cyanohypha* n'est généralement plus reconnu. La check-list de Hjortstam (1998), ainsi que la monographie de Langer (1994) placent *C. asperula* dans les *Botryobasidium*.

Cyanobasidium microverrucisporum a des spores bassement épineuses (épines coniques, hautes de 0,25-0,5 µm), des basides assez courtes (rapport L/l aux environs de 2,2) et non bouclées, ainsi que des hyphes également dépourvus de boucles et à paroi épaissie jusqu'à 1 µm. Hjortstam (1998) place l'espèce dans les *Botryohypochnus* s.l. et Langer (1994) le verse dans les *Botryobasidium*. Nous suivons ce dernier auteur.

Le classement de *C. pellicularis* est plus délicat. Il n'est pas repris par Langer (1994) ni par Hjortstam (1998). Nous le laissons ici dans le genre *Lindtneria*, où il a été décrit par Jülich (1978).

Le genre ***Botryohypochnus*** a été décrit par Donk (1931). La description originale est très brève : *Hypochnus* subsect. *Botrytes* Bourd. & Galz. : spores globuleuses à largement ellipsoïdes, colorées et épineuses, basides 2-4-sporiques. Espèce type : *H. isabellinus*.

Sur onze espèces qui ont été combinées un jour dans le genre *Botryohypochnus*, la plupart sont aujourd'hui considérées comme faisant partie d'un autre genre :

- *Botryobasidium* (*B. bisporum*, *B. bondarcevii*, *B. microverrucisporum*, *B. verrucisporum*) (voir Langer 1994),
- *Tofispora* (*T. hebelomatospora*, *T. biapiculata*) (voir Langer 1994),
- *Lindtneria* (*L. alutacea*, *L. chordulata*).

Comme, par ailleurs, *Botryohypochnus anomalus* est aujourd'hui considéré comme synonyme de *B. isabellinus*, il ne reste donc dans le genre *Botryohypochnus* que *B. isabellinus*, qui en est l'espèce type, et *B. scaberulus*. D'après ses créateurs, cette dernière espèce est très proche de *B. isabellinus* mais ses spores sont seulement bassement verruqueuses alors que celles de *B. isabellinus* ont des aiguillons cylindriques qui atteignent une longueur de 3,5 µm (voir fig. 8 et photos dans Maekawa 1992).

Ainsi réduit, le genre *Botryohypochnus* se distingue des *Lindtneria* par les caractères suivants : basides trapues (rapport L/l < 2,10), absence totale de boucles même aux basides, hyphes basaux à paroi un peu épaissie (jusque 1,5 µm). De plus, les descriptions publiées ne signalent pas de dilatation des hyphes et les aiguillons des spores sont cylindriques, du moins chez *B. isabellinus* (fig. 8), alors que ceux des *Lindtneria* sont coniques ou triangulaires (figs 1 à 7). Pour les rapports entre *Botryobasidium* et *Botryohypochnus*, ainsi que pour le classement de ces deux genres dans la systématique, on consultera notamment Boidin & Gilles (1982) et Langer (1994).

Les jeunes basides de ***Cristinia*** contiennent des globules cyanophiles et les spores sont cyanophiles, comme dans le genre *Lindtneria*. Par contre, les *Cristinia* ont des spores lisses et les hyphes ne présentent pas de dilatations. Le genre *Cristinia* semble être très proche du genre *Lindtneria*. Cette proximité, qui a été confirmée par des données moléculaires (Larsson 2007), avait déjà été prédite par Eriksson & Ryvarden (1975). Jülich (1981), quant à lui, avait classé les *Stephanospora* et les *Lindtneria* dans les Lindtneriales, où il plaçait également les Cristiniaceae (genres principaux : *Cristinia* Parmasto et *Dacryobasidium* Jülich). Cette dernière famille se distingue des *Lindtneria* par ses spores lisses et par ses hyphes dépourvus de dilatations.

Position du genre *Lindtneria* dans la systématique

Nous ne discuterons pas en détail cette question. La systématique a beaucoup varié dans ce groupe et elle n'est pas encore établie de façon satisfaisante. De plus, le découpage en genres est malaisé chez les Corticiaceae, certaines espèces faisant toujours transition entre les genres (Eriksson & Ryvarden 1973).

Oberwinkler & Horak (1979) ont décrit la famille des Stephanosporaceae pour classer les genres *Lindtneria* et *Stephanospora*. Ils estiment que ces deux genres ont le même type de spores et sont pratiquement indifférenciables du point de vue micro- et ultrastructural. Larsen (1986) émet certains doutes concernant la validité de cette famille, parce que la couronne n'est pas soudée à l'apicule chez les *Stephanospora* et que les spores des *Lindtneria* sont asymétriques alors que celles des *Stephanospora*

sont produites symétriquement. Toutefois, cette dernière caractéristique a vraisemblablement été produite, au cours de l'évolution, par la modification du carpophore qui est devenu hypogé (Pegler & Young 1979). Cette évolution de la ballistosporie (où les spores ont un apicule déjeté latéralement) vers la statismosporie (apicule situé dans l'axe de la spore) est très fréquente chez les Basidiomycètes « séquestrés » (hypogés). On peut imaginer qu'au cours de ce processus, ces structures se soient déplacées et que l'apicule se retrouve finalement au centre de la plage hilaire et donc de la couronne. La proximité des genres *Lindtneria* et *Stephanospora* a d'ailleurs été confirmée dans la suite, tant par l'étude des pigments que par les analyses moléculaires (Martín et al. 2004) et leur réunion dans la famille des Stephanosporaceae semble aujourd'hui acceptée par de très nombreux auteurs (e.a. Ginns & Lefebvre 1993, Ginns 1998, Kirk et al. 2008, Larsson 2007 ; ce dernier auteur y adjoint notamment les genres *Athelidium* et *Cristinia*).

Par contre, la position systématique de la famille des Stephanosporaceae n'est pas encore bien claire. Certains auteurs récents la rangent dans l'ordre des Russulales (e.a. Martín et al. 2004, Cannon & Kirk 2007, le site « Dictionary of the Fungi Hierarchy » du CABI, ? Hibbett & Thorn 2001), d'autres la placent plutôt dans les Agaricales (Larsson 2007, Tedersoo et al. 2010), d'autres encore dans les Stephanosporales (Larsen 1986 et 2000, Dománski 1991). A ce propos, bien qu'Oberwinkler & Horak (1979) précisent que les Stephanosporaceae occupent une position isolée au sein des Basidiomycètes (« Wir sehen keine nähere Beziehung zu anderen heute bekannten Familien der Aphyllophorales, Agaricales oder Gasteromycetes »), ils ne créent pas d'ordre nouveau pour ranger cette famille et nous pensons que l'ordre des Stephanosporales n'a jamais été décrit validement. Signalons pour terminer que la proximité de *Lindtneria* avec les Thelephoraceae peut être écartée (Kröber et al. 1986).

Principaux caractères des *Lindtneria*

Couleur des carpophores – Elle varie dans la gamme des crème, jaune (parfois vif : *L. flava, hydnoidea, trachispora*), alutacé, ocre et orangé. La marge est généralement plus pâle (pouvant être jaune primevère chez *L. trachyspora*). La couleur fonce généralement par la vieillesse, la dessiccation ou le froissement, pour passer à l'ochracé rouillé, à l'orangé, au pourpre ou au brunâtre.

Hyménophore – Il peut revêtir des aspects très différents (ce caractère semble être variable au sein de certaines espèces et n'a probablement que peu de valeur systématique chez les *Lindtneria*) :

- plus ou moins lisse à irrégulièrement verruqueux : *L. alutacea*, *brevispora*, *chordulata*, *leucobryophila*, *panphyliensis* ?, *pellicularis*,
- aculéé ou raduloïde, à verrues, crêtes ou aiguillons de 1,5-2 mm de haut : *L. flava*, *hydnoidea*, (*leucobryophila*), *panphyliensis*.
- muni de pores irréguliers (1-3/mm) et peu profonds : *L. alutacea*, *baboquivariensis*, *flava*, (*leucobryophila*), *lowei*, *pterospora*, *rugospora*, *thujatsugina*, *trachyspora*, Sp. A (voir note sous *L. pterospora*).

Forme des spores – Q = rapport L/l, calculé sans l'ornementation :

- < 1,1 : *L. alutacea*, (*chordulata*), (*hydnoidea*), *lowei*, *pellicularis*, *pterospora*, (*rugospora*), *thujatsugina*, (*trachyspora*), (Sp. A, voir note sous *L. pterospora*).
- 1-1,25 : *L. baboquivariensis*, *chordulata*, *hydnoidea*, *rugospora*, *trachyspora*, (Sp. A, voir note sous *L. pterospora*).
- > 1,25 : *L. brevispora*, *flava*, *leucobryophila*, *panphyliensis*, (*rugospora*), Sp. B (voir note sous *L. pterospora*).

On signale un aplatissement ventral pour *L. alutacea*, *panphyliensis* et *rugospora*.

Longueur des spores – Mesurée sans l'ornementation :

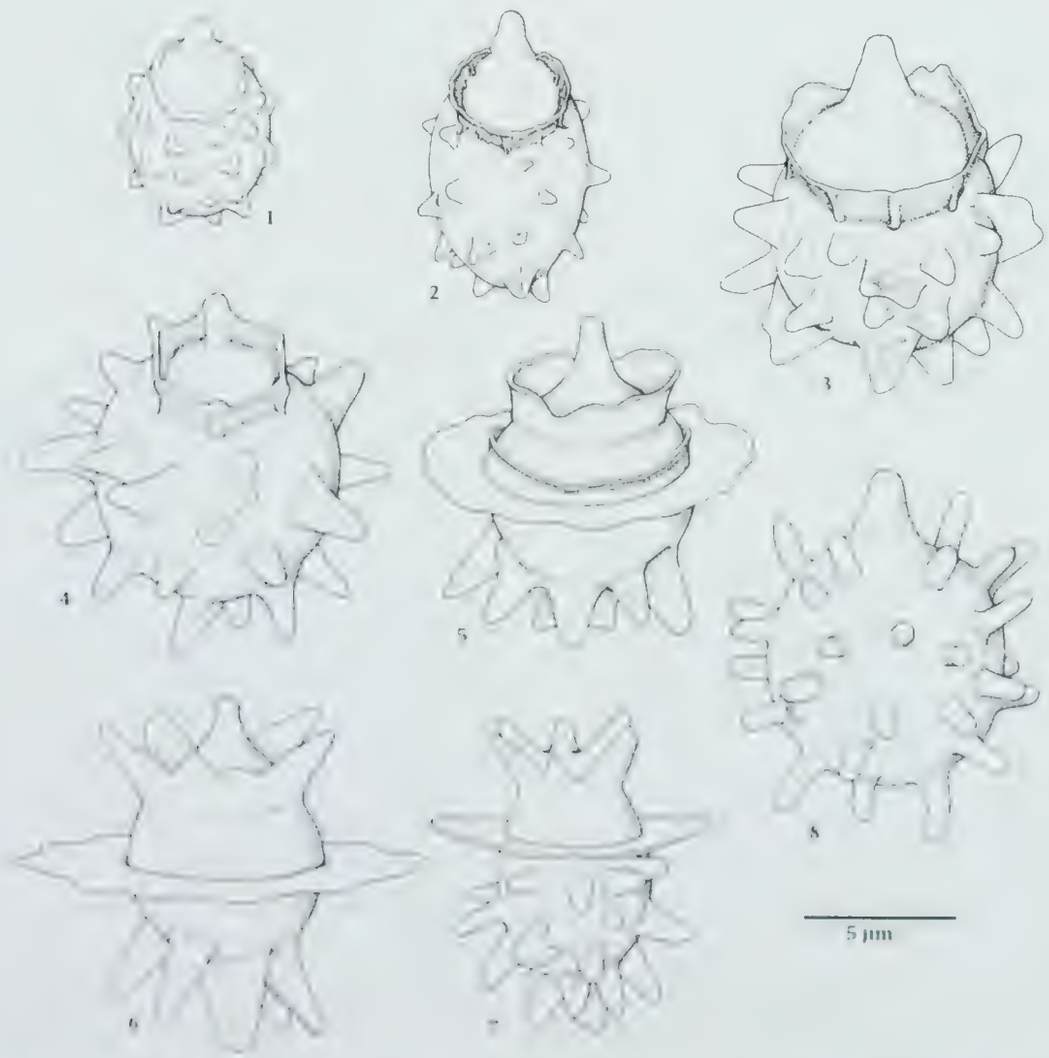
- < 4,5 µm : *L. alutacea*.
- 4,5 à 6 µm : *L. baboquivariensis*, *brevispora*, *chordulata*, *pellicularis*, (*pterospora*), *rugospora*.
- 6 à 10 µm : *L. flava*, *hydnoidea*, *leucobryophila*, *lowei*, *panphyliensis*, *pterospora*, (*rugospora*), *thujatsugina*, *trachyspora*, Spp. A et B (voir notes sous *L. pterospora*).

Largeur des spores – Mesurée sans l'ornementation :

- < 6,5 µm : *L. alutacea*, *baboquivariensis*, *brevispora*, *chordulata*, *flava*, *leucobryophila*, *panphyliensis*, *pellicularis*, (*pterospora*), *rugospora*, Sp. B (voir note sous *L. pterospora*).

• 6,5 à 7,5 µm : *L.* (*hydnoidea*), *lowei*, *pterospora*, *thujatsugina*, *trachyspora*.
• > 7,5 µm : *L. hydnoïdea*, (*trachyspora*), Sp. A (voir note sous *L. pterospora*).

Ornementation des spores – Elle peut comprendre différentes structures (figs 1 à 7) :
• Des épines isolées sont présentes chez toutes les espèces. Les épines des *Lindtneria* sont coniques. Des épines cylindriques se trouvent chez d'autres genres voisins, par exemple chez *Botryohypochnus isabellinus* (fig. 8). Les épines peuvent être
- courtes (jusqu'à 1,0 µm) : *L. alutacea*, (*baboquivariensis*), *chordulata*, (*flava*), *leucobryophila*, *panphyliensis*, *pellicularis*, *rugospora*,
ou plus longues (1-3,5 µm, suivant les espèces) : (*L. baboquivariensis*), (*chordulata*), *flava*, *hydnoidea*, *lowei*, *pterospora*, *thujatsugina*, *trachyspora*.
• Des crêtes courtes (*L. leucobryophila*) ou fusionnant avec tendance à former un réseau très incomplet (*L. rugospora*, *trachyspora*).
• Une aile faisant le tour complet de la spore, souvent près de l'équateur (*L. lowei*, *pterospora*, *thujatsugina*, Spp. A et B voir notes sous *L. pterospora*).
• Une aile secondaire, beaucoup plus basse que la première et située entre cette dernière et la couronne (*L. thujatsugina* et peut-être *pterospora*).
• Une couronne (bordure en relief limitant la plage hilaire, celle-ci restant lisse et dépourvue d'épines). Elle peut être soudée (*L. hydnoidea*, *leucobryophila*, *lowei*, *pterospora*, *rugospora*, *thujatsugina*, *trachyspora*) ou non (*L. panphyliensis*) à l'apicule. Elle peut être très basse



Figures 1 à 8 – Spores de diverses espèces (dessins schématiques, d'après les photos au microscope électronique citées dans le texte). 1. *L. rugospora*, 2. *L. leucobryophila*, 3. *L. trachyspora*, 4. *L. hydnoidea*, 5. *L. thujatsugina*, 6. *L. pterospora*, 7. *Lindtneria "sp. B"*, 8. *Botryohypochnus isabellinus*

et à peine visible (*L. chordulata*, *rugospora*), former un rebord bien distinct (*L. hydnoidea*, *leucobryophila*, *panphyliensis*, *trachyspora*) ou être très élevée, en forme d'aile ou d'épines disposées en couronne (*L. lowei*, *pterospora*, *thujatsugina*). Elle n'est pas décrite chez *L. alutacea*, *baboquivariensis*, *flava* et *pelliculari*s. La couronne a été mise en évidence par Hansen (1960), voir aussi Oberwinkler & Horak (1979). Selon Larsen (1986: 260), la nature de la région hilaire a une grande importance dans le concept du genre *Lindtneria* et la couronne est intimement associée à l'appendice hilaire (= apicule).

Ultrastructure de la paroi sporique – Elle a été étudiée chez *Lindtneria trachyspora* et *L. leucobryophila*, par Keller (1986, 1987) et Oberwinkler & Horak (1979). La coriotunica est stratifiée à maturité, comme chez *Stephanospora caroticolor*, avec sur sa surface externe une strate particulièrement opaque aux électrons. La mucostratum est la strate cyanophile ; elle constitue les aiguillons, qui sont formés de fibrilles disposées perpendiculairement à la surface de la spore.

Basides – Elles contiennent toujours des granules fortement cyanophiles. L'intensité de la coloration peut toutefois diminuer avec le vieillissement des basides. De plus, les granules peuvent parfois fusionner en globules plus larges, au cours de la maturation, et on peut éventuellement aboutir à un petit nombre de larges inclusions, voire à une seule. Il a été démontré que ces granules étaient également sidérophiles, comme le sont aussi ceux de *Stephanospora caroticolor* et de *Cristinia helvetica* (Clémençon 1978, Keller 1986, 1987).

Les basides sont toujours (2-) 4-sporiques et généralement bouclées. *L. hydnoidea* est décrit avec basides non bouclées, *L. panphyliensis* aussi (mais la fig. 5 de Bernicchia & Padovan 1993 montre des basides toutes clairement bouclées), *L. lowei* n'aurait que des boucles éparses sur les basides et la description de *L. pterospora* ne dit rien sur ce point.

Les basides sont généralement clavées, souvent avec un faible rétrécissement médian. Leur rapport longueur largeur moyen, stérigmates non inclus, est compris entre 2,50 et 5,6 (sauf pour *L. panphyliensis*, où il est d'environ 2,25)

Cystides – Il n'y en a pas, sauf chez *L. baboquivariensis*, *hydnoidea* et *thujatsugina*, qui sont décrits avec des cystides ou des cystidioles capitées. Li et al. (2010) décrivent également des cystidioles chez *L. flava*. On observe chez certaines espèces (*L. lowei*, *thujatsugina* et *trachyspora*) des terminaisons d'hyphes, avec un capuchon de matière excrétée, qui peuvent passer pour des cystides.

Hyphes – Ils ont généralement un diamètre de (2-) 3-6 µm, avec des dilatations pouvant dépasser les 10 µm de diamètre et souvent situées au niveau des ramifications (celles-ci étant généralement à angle droit). Les hyphes basaux et ceux des cordons mycéliens ont un diamètre plus large, atteignant 8-12 (-20) µm. Les boucles sont généralement présentes, mais pas nécessairement à toutes les cloisons. Seuls *L. hydnoidea* et *pterospora* semblent en être totalement dépourvus. C'est dans les hyphes du sous-hyménium et sur les basides que les boucles sont les plus fréquentes.

Réactions colorées – La cyanophilie des basides (globules dans le cytoplasme) et de la paroi des spores est constante dans le genre *Lindtneria*. Les autres structures ne sont généralement pas cyanophiles ou très peu. Cependant, chez *L. thujatsugina*, cystides, cystidioles et terminaisons d'hyphes, sont toutes pourvues d'une capsule cyanophile (Larsen 1986). Par ailleurs, les hyphes de *L. chordulata* seraient cyanophiles dans le bleu coton, de même que certains hyphes de *L. panphyliensis* (Larsen & Bernicchia 1990) et ceux de *L. lowei* (faiblement).

Larsen (1986) dit que la cyanophilie des spores ne touche que les parties tout à fait superficielles de la paroi (la coloration semblant parfois être associée à une substance déposée sur la surface externe de la paroi) et que les spores immatures sont souvent incluses dans une matière cyanophile.

Le réactif classiquement utilisé est le bleu coton, qui met en évidence la cyanophilie. Il serait toutefois intéressant de tester systématiquement d'autres réactifs. Il semble en effet que les structures cyanophiles des *Lindtneria* puissent également se colorer fortement dans la phloxine (Larsen 1986). Par ailleurs, Bourdot & Galzin (1928) signalent que les guttules des basides de *L. leucobryophila* absorbent for-

tement l'éosine et Boidin (1970) rapporte que les hyphes de *L. alutacea* sont fortement métachromatiques dans le bleu de Crésyl.

Écologie – Les *Lindtneria* sont plutôt lignicoles, croissant sur bois très pourri, aussi bien de feuillus que de conifères, dont ils provoquent la pourriture fibreuse (dégradation de la lignine). On les trouve sur les souches et les branches mortes (face infère), surtout dans les zones humides et sur sol riche. Ils croissent cependant aussi sur le sol, la litière ou les mousses. Une publication les mentionne comme étant ectomycorrhiziens (Rinaldi et al. 2008) mais cette donnée a été contestée par Tedersoo et al. (2010: 237 et 248) : « There is no evidence for EcM formation in these taxa, despite searching EcM root tips below the fruitbodies of *Lindtneria* and *Stephanospora* (L. Tedersoo and M.E. Smith unpublished) ». D'autres observations tendraient toutefois à démontrer l'existence de mycorrhizes chez certaines espèces du genre (P.-A. Moreau, inéd.).

Clé de détermination des *Lindtneria*

Les clés publiées jusqu'ici se basent en premier lieu sur la structure de l'hyménophore (lisse, poroïde, hydnoïde, ...). Comme ce caractère a probablement assez peu d'importance taxonomique chez les *Lindtneria*, nous avons essayé de construire une clé principalement basée sur les caractères microscopiques, en particulier sur ceux des spores.

Remarques importantes :

observer les spores dans le bleu coton, pour mettre en évidence l'ornementation :

les dimensions et forme des spores sont mesurées ou calculées sans l'ornementation.

1. Spores pourvues d'une aile, qui fait le tour complet de la spore vers le milieu de celle-ci, d'aiguillons atteignant 2,5 µm de long et d'une couronne à relief élevé, délimitant la plage hilaire et soudée à l'apicule (figs 5 à 7). Hyménophore poré ..... Groupe de *L. pterospora* ... 2
1. Spores dépourvues d'aile entourant complètement la spore mais toujours ornées d'aiguillons, de dimensions variées, et pouvant être pourvues d'une couronne autour de la plage hilaire (figs 1 à 4). Hyménophore poré ou non 6
2. Spores de 10 (-12) × (7-) 9 µm diam. ..... Voir « **Sp. A** » en note sous *L. pterospora*
2. Spores de 6-8 µm diam. 3
3. Spores ellipsoïdes, de 7 × 5 µm (fig. 7). .... Voir « **Sp. B** » en note sous *L. pterospora*
3. Spores globuleuses, d'un diamètre moyen supérieur à 6 µm. 4
4. Hyphes non bouclés. Ornementation des spores (aile et épines) haute de 2,0-3,5 µm (fig. 6). Allemagne, Russie, Ghana. ..... ***L. pterospora***
4. Hyphes bouclés à certaines cloisons (par exemple dans les cordons mycéliens). Ornementation des spores (aile et épines) haute de 1,3-2,5 µm. USA. 5
5. Spores avec une aile secondaire, beaucoup plus basse que la première et située entre cette dernière et la couronne (fig. 5). Basides généralement bouclées. Carpophores orange ochracé, croissant sur litière décomposée (probablement de *Thuja* et de *Tsuga*). ..... ***L. thujatsugina***
5. Spores dépourvues d'aile secondaire. Basides généralement non bouclées. Carpophores brun rosé terne, croissant sur bois de *Populus* sp. ..... ***L. lowei***
6. Spores à largeur moyenne > 6 µm, portant des aiguillons longs de 1,0-3,5 µm (figs 3 et 4). ..... Groupe de *L. trachyspora* ... 7
6. Spores à largeur moyenne ≤ 6 µm, portant des aiguillons longs de 0,5-1,5 µm (fig. 1 et 2). 8
7. Hyménophore papillé-odontioïde à aculéé. Basides longues de 40-60 × 12-14 µm. Présence, dans le subhyménium et le subiculum, de cystidioles capitées de dimensions très variables (2-20 µm diam.). Pas de boucles. Italie. ..... ***L. hydnoidea***
7. Hyménophore réticulé-poré. Basides longues de 20-40 × 9-12 (-13) µm. Pas de cystidioles mais l'apex de certains hyphes produit un globule de substances excrétées et pourrait être pris pour une cystide. Boucles éparses. Amérique et Europe. ..... ***L. trachyspora***
8. Spores largement ellipsoïdes à ellipsoïdes (Q moyen > 1,30), de longueur souvent > 6 µm, généralement pourvues d'une couronne autour de la plage hilaire (fig. 2). ..... *L. leucobryophila* s.l. ... 9

8. Spores globuleuses à largement ellipsoïdes (Q moyen < 1,25), de longueur < 6 µm, pourvues ou non d'une couronne autour de la plage hilaire (fig. 1). 12
9. Spores de 5,0-5,5 (-6,0) × 3,0-3,5 (-4,5) µm. ..... ***L. brevispora***
9. Spores plus grandes, +/- 6-9 × 4-6 µm. .. 10
10. Basides non bouclées, de longueur < 27 µm, assez trapues (L/l < 2,7). Hyménophore papilleux à odontioïde. Couronne n'atteignant pas l'apicule. ..... ***L. panphyliensis***
10. Basides bouclées, de longueur > 27 µm, plus allongées (L/l > 3). Hyménophore lisse, verruqueux, mérulioïde ou poroïde. Couronne soudée à l'apicule. 11
11. Hyménophore poroïde à inégal. Rapport L/l moyen des basides < 4,5. ..... ***L. flava***
11. Hyménophore lisse à faiblement verruqueux. Rapport L/l moyen des basides > 4,5. ..... ***L. leucobryophila*** s.str.
12. Spores larges de 3,8-4,2 µm, subglobuleuses, un peu aplaties ventralement. Carpophores beige alutacé, plus ou moins porés. Afrique. ..... ***L. alutacea***
12. Spores larges de 4 à 7 µm, globuleuses à largement ellipsoïdes. Carpophores crème, jaunâtres, ochracés ou orangés, porés ou lisses. 13
13. Spores globuleuses (Q moyen < 1,10), larges de 5-5,6 µm. Carpophore lisse, pelliculaire. Australie. ..... ***L. pellicularis***
13. Spores subglobuleuses à largement ellipsoïdes (Q moyen 1,05-1,30), larges de 4-7 µm. Carpophores porés ou lisses. ..... *L. chordulata* s.l. ... 14
14. Présence de cystides cylindriques à paroi mince, de 50-75 × 3-6 µm. Carpophores porés. USA. ..... ***L. baboquivariensis***
14. Pas de cystides. Carpophores porés ou non. 15
15. Spores à épines hautes d'environ 1 µm. Hyménophore finement réticulé-poroïde, lisse à finement granuleux, jaune grisâtre, crème à ochracé pâle, avec des cordons mycéliens brun foncé. ..... ***L. chordulata*** s.str.
15. Spores à verrues hautes d'environ 0,5 µm (fig. 1). Hyménophore à pores bas délimités par des crêtes et des plis irrégulièrement arrangés, crème pâle, avec les sommets des crêtes et des plis faiblement orange. USA. ..... ***L. rugospora***

Identification key to the *Lindtneria* species

The keys which have been published up to now are primarily based on the hymenophore structure (smooth, poroid, hydnoid, ...), which has probably a rather low taxonomical value in *Lindtneria*. We tried to build a key mainly based on the microscopical characters, especially those of the spores.

Important note:
– spores must be observed in cotton blue, to make ornamentation more visible;
– spore sizes and shape have been measured or calculated without the ornamentation.

1. Spores bearing 1) a submedial wing encircling the spore, 2) spines reaching a length of 2.5 µm and 3) a crest ("crown") surrounding the hilar plage and including the apiculus (figs 5-7). Hymenophore porate. .. .. Group of *L. pterospora* ... 2
1. Spores devoid of such wing but always provided with spines, of various length, and provided or not with a crown surrounding the hilar plage (figs 1-4). Hymenophore porate or not. 6
2. Spores 10 (-12) × (7-) 9 µm diam. ..... See « **Sp. A** » (note under *L. pterospora*)
2. Spores 6-8 µm diam. 3
3. Spores +/- ellipsoid, 7 × 5 µm (fig. 7). ..... See « **Sp. B** » (note under *L. pterospora*)
3. Spores globose, with a mean diameter exceeding 6 µm. 4
4. Hyphae without clamps. Spore ornamentation (wing and spines) 2.0-3.5 µm high (fig. 6). Germany, Russia, Ghana. ..... ***L. pterospora***
4. Hyphae with clamps at some septa (e.a. in the mycelial cords). Spore ornamentation (wing and spines) 1.3-2.5 µm high. USA. 5
5. Spores with a secondary wing, which is much lower than the first one and situated between the latter and the crown (fig. 5). Basidia usually clamped. Sporophores ochraceous orange, growing on rotten lit-

ter (probably of *Thuja* and *Tsuga*). .... ***L. thujatsugina***

5. Spores devoid of a secondary wing. Basidia usually without clamp. Sporophores dull pinkish brown, growing on *Populus* wood. ..... ***L. lowei***

6. Mean spore width > 6 µm. Spores wearing 1.0-3.5 µm long spines (figs 3-4). .... Group of *L. trachyspora* ... 7

6. Mean spore width ≤ 6 µm, spores wearing 0.5-1.5 µm long spines (figs 1-2). 8

7. Hymenophore papillate-odontioid to aculeate. Basidia 40-60 × 12-14 µm. Capitated cystidiols, very variable in size (2-20 µm diam.), present in the subhymenium and the subiculum. No clamps. Italy. .... ***L. hydnoidea***

7. Hymenophore reticulate-porate. Basidia 20-40 × 9-12 (-13) µm. No cystidiols but the apex of some hyphae produces a globule of excreted substances and could be taken for a cystidia. Clamps scattered. America and Europe. ..... ***L. trachyspora***

8. Spores broadly ellipsoid to ellipsoid (mean Q > 1.30), with a lenght often > 6 µm, usually provided with a crown around the hilar plage (fig. 2). .... *L. leucobryophila* s.l. ... 9

8. Spores globose to broadly ellipsoid (mean Q < 1.25), with a length < 6 µm, provided or not with a crown around the hilar plage (fig. 1). 12

9. Spores 5.0-5.5 (-6.0) × 3.0-3.5 (-4.5) µm. ..... ***L. brevispora***

9. Spores larger, +/- 6-9 × 4-6 µm. 10

10. Basidia without clamps, < 27 µm long, rather short (L/l ratio < 2.7). Hymenophore papillate to odontioid. Crown not reaching the apiculus. ..... ***L. panphyliensis***

10. Basidia clamped, > 27 µm long, more elongated (L/l ratio > 3). Hymenophore smooth, verrucose, merulioid or poroid. Crown reaching the apiculus. 11

11. Hymenophore poroid to irregular. Basidia with a mean L/l ratio < 4.5. ..... ***L. flava***

11. Hymenophore smooth to weakly verrucose. Basidia with a L/l ratio > 4.5. .... ***L. leucobryophila*** s.str.

12. Spores 3.8-4.2 µm wide, subglobose, a bit flattened ventrally. Sporophores aluta-

ceous beige, more or less porate. Africa. .... ***L. alutacea***

12. Spores 4-7 µm wide, globose to broadly ellipsoid. Sporophores cream, yellowish, ochraceous or orange, porate or smooth. 3

13. Spores globose (mean Q < 1.10), 5.0-5.6 µm wide. Sporophore smooth, pellicular. Australia. ..... ***L. pellicularis***

13. Spores subglobose to broadly ellipsoid (mean Q = 1.05-1.30), 4-7 µm wide. Sporophores porate or smooth. .... *L. chordulata* s.l. ... 14

14. Cylindrical cystidia present, 50-75 × 3-6 µm, with thin wall. Sporophores porate. USA. ..... ***L. baboquivariensis***

14. No cystidia. Sporophores porate or not. 15

15. Spores with spines about 1 µm high. Hymenophore finely reticulate-poroid, smooth to finely granular, greyish yellow, cream to pale ochraceous, with dark brown mycelial cords. ..... ***L. chordulata*** s.str.

15. Spores with spines about 0.5 µm high (fig. 1). Hymenophore with low pores, made of crests and folds irregularly arranged, pale cream, with the top of the crests weakly orange. USA. ..... ***L. rugospora***

SYNOPSIS DES ESPÈCES DU GENRE *LINDTNERIA*

La distinction entre les espèces, de même que leur classement dans les genres est encore imparfaite. Cela est dû à deux phénomènes. Le premier est que les descriptions des différentes espèces sont souvent incomplètes. Il serait nécessaire de noter systématiquement, pour toutes les espèces de ce groupe, la réaction au bleu Coton et à quelques autres réactifs (bleu de Cresyl, phloxine, éosine), des hyphes (subiculum et subhyménium), des basides (granules du cytoplasme) et des spores, ainsi que la présence de boucles aux hyphes et aux basides et de dilatations sur les hyphes. La forme des spores et leurs dimensions (sans l'ornementation) doivent être mesurées soigneusement et l'ornementation décrite avec précision : présence ou absence d'une collerette autour de la plage hilaire, présence ou absence d'une aile entourant la spore, longueur et forme des

aiguillons, ... L'utilisation de bleu coton facilite grandement l'observation des spores. Le microscope électronique à balayage (MEB) permet de visualiser des structures qui ne sont pas apparentes en microscopie optique.

Un autre facteur qui rend difficile la distinction des espèces est la variabilité de certains caractères qui sont utilisés pour les séparer. Certains auteurs (Trichies 1999, Krieglsteiner 1994) considèrent que l'abondance des boucles aux cloisons des hyphes et des basides, de même que l'aspect macroscopique de l'hyménophore (lisse, granuleux ou tuberculé, irpicoïde, poré) sont des caractères très variables, même au sein de la même espèce. Si on suit ce point de vue, il est certain que plusieurs espèces vont tomber en synonymie.

Dans les descriptions ci-dessous, nous ne reprenons que les caractères utiles pour la distinction des espèces et ne mentionnons pas ceux qui sont caractéristiques du genre (trame monomitique, basides cyanophiles, 4-sporiques, etc...). Les dimensions des spores sont données sans l'ornementation.

Lindtneria alutacea (Boidin) Boidin & Gilles, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **102** (3): 307 (1986).

≡ *Botryobasidium alutaceum* Boidin, *Cah. Maboké* **8** (1): 18 (1970) (basionyme).

≡ *Botryohypochnus alutaceus* (Boidin) Jülich, *Persoonia* **10** (3): 334 (1979).

Bibliographie – Boidin (1970: 18-21, descr., dessins micro), Boidin & Gilles (1982).

Description succincte – Carpophore beige alutacé (10 YR 8/3,5 à 7/3, code Munsell), membranule poruleuse. Spores subglobuleuses, un peu aplaties ventralement, de 3,8-4,2 µm diam., nettement épineuses [d'après les dessins, les épines seraient longues d'environ 0,5-1,0 µm]. Basides de 16-23 × 5,5-7,0 µm [L/l = 3,12], bouclées. Cystides non mentionnées. Hyphes bouclés dans le sous-hyménium, nettement métachromatiques dans le bleu de crésyl.

Distribution – Afrique : Gabon, République Centrafricaine

Écologie – Sur *Terminalia superba* [sub « *Terminamalia superbe* »] au sol et sur pétiole de *Musanga cecropioides* au sol.

Note – Langer (1994: 29) indique que cette espèce n'est pas un *Botryobasidium*, à cause des boucles proliférantes. Boidin & Gilles (1982) discutent la position de ce taxon et proposent, avec hésitation, de le ranger dans le genre *Hypochnicium*. Quatre ans plus tard, les mêmes auteurs considèrent qu'il s'agit d'un *Lindtneria* (Boidin & Gilles 1986: 307).

Note – Hjortstam et al. (2009) et Hjortstam & Larsson (1994) placent *L. alutacea* en synonymie de *L. chordulata* (sub *Cyanobasidium chordulatum*).

Lindtneria baboquivariensis (Gilb.) Gilb. & Ryvarden, *N. Amer. Polyp.*, **1** – *Abortiporus - Lindtneria* : 429 (1986).

≡ *Poria baboquivariensis Gilb.*, in Gilbertson, Burdsall & Canfield, *Mycotaxon* **3** (3): 538 (1976) (basionyme).

Bibliographie – Gilbertson et al. (1976: 538-540, descr., dessins micro), Gilbertson & Ryvarden (1986: 428-430, descr., dessin micro, carte Amérique du Nord), Larsen (1986: 259, note, clé).

Description succincte – Carpophore orangé, à marge blanche, avec pores arrondis à anguleux (1-3 / mm), longs jusqu'à 2 mm. Spores subglobuleuses à largement ellipsoïdes, de 5-6 × 4-5 µm, à ornementation constituée d'aiguillons longs d'environ 1 µm. Basides de 21-34 × 8-10 µm [L/l = 3,06], bouclées. Cystides cylindriques à paroi mince, 50-75 × 3-6 µm, dispersées dans l'hyménium et abondantes au bord des dissépiments. Hyphes bouclés (pas à tous les septa).

Distribution – Amérique : USA.

Écologie – Sur bois de *Prosopis juliflora* ; produit une pourriture fibreuse.

Note – Selon Larsen (1986), *Lindtneria baboquivariensis* est un *Lindtneria* typique (structure hyphale et morphologie des basides). Il est très proche de *L. rugospora*, dont les spores tendent à être plus ellipsoïdes, celles de *L. baboquivariensis* étant plutôt subglobuleuses.

Note – *L. baboquivariensis* nous semble être très proche de *L. rugospora* et de *L. chordulata*. Il est possible qu'il ne s'agisse que d'une seule et même espèce : *L. chordulata* s.l.

Lindtneria brevispora Bernicchia & Gorjón, *Corticiaceae s.l.*, *Fungi Europaei* **12**: 415 (2010).

Bibliographie – Bernicchia & Gorjón (2010: 415, clé, descr., dessins micro).

Description succincte – Carpophore blanchâtre ou jaunâtre pâle, lisse, avec quelques petites papilles rondes dans la vieillesse ; marge indéterminée. Spores ellipsoïdes, de 5,0-5,5 (-6,0) × 3,0-3,5 (-4,5) µm, à ornementation constituée d'aiguillons larges et aplatis, de contour régulier. Basides de 30-35 × 5-7 µm [L/l vers 5,4], bouclées. Cystides absentes. Hyphes tous bouclés.

Distribution – Europe : Italie.

Écologie – Sur la litière de *Pinus nigra* et *Juniperus communis*.

Note – *Lindtneria brevispora* semble être très proche de *Lindtneria leucobryophila* s.str., dont il se différencie surtout par ses petites spores.

Lindtneria chordulata (D.P. Rogers) Hjortstam, *Mycotaxon* **28** (1): 33 (1987).

≡ *Pellicularia chordulata* D.P. Rogers, *Farlowia* **1** (1): 98 (1943) (basionyme).

≡ *Cyanobasidium chordulatum* (D.P. Rogers) Jülich, *Persoonia* **10** (3): 328 (1979).

≡ *Botryohypochnus chordulatus* (D.P. Rogers) Burds. & Nakasone, *Mycologia* **73** (3): 457 (1981).

Bibliographie – Bernicchia (2001), Bernicchia et al. (2008), Bernicchia & Gorjón (2010: 417 et 861, clé, descr., dessins micro, photos coul.), Burdsall & Nakasone (1981: 456-458, descr., dessin micro), Dai (2011, Chine), Dämon (1997, descr., dessins micro ; 2001), Dueñas & Tellería (1988: 32-33, notes, photos micro, photos MEB spores), Garnier-Delcourt et al. (2013: descr., Luxembourg), Hansen & Knudsen (1997: 122, clé), Hjortstam (1983: 569-570, descr., dessins micro ; 1987, clé), Hjortstam et al. (2009, Australie), Jülich & Stalpers (1980, descr.), Kotiranta & Saarenoksa (1993: 227-228, descr., dessins micro), Rogers (1943: 98, 99 et 117, descr., dessin micro), Ryvarden et al. (2003, Norvège), Telleria (1990, Espagne).

Description succincte – Carpophore épais, laineux, blanc à blanc sale ou jaune grisâtre (vers 4B3, Methuen), alutacé ou crème à ochracé pâle, devenant ocre-jaune à brun rouillé au froissement, finement réticulé-poroïde, lisse, hypochnoïde ou irrégulièrement granuleux. Spores globuleuses à subglobuleuses, un peu aplanies d'un côté, de (4,0-) 5,0-6,0 (-6,5) × 4,0-5,5 (-6,5) µm, ornées d'épines hautes de 1 µm d'après Burdsall & Nakasone (1981), mais sur les photos MEB de Dueñas & Tellería (1988), elles sont plutôt hautes de 0,3-0,9 µm. Sur une de ces dernières photos, il semble qu'on distingue une plage hilaire lisse et dépourvue d'épines, bordée par une couronne à relief pratiquement nul. Basides 2- (-4)-sporiques, de (15-) 20-24 (-30) × 5-8 µm [L/l = 2,40-3,82], bouclées. Cystides absentes. Hyphes avec boucles fréquentes dans le subhyménium, plus rares ailleurs, cyanophiles.

Distribution – Europe : Allemagne, Autriche, Espagne, Finlande, France, Italie, Luxembourg, Macédoine, Norvège, Rep. Tchèque, Slovénie, Suède, Suisse ; Asie : Chine ; Afrique : Kenya ; Amérique : Canada, USA ; Australie.

Écologie – Sur bois de *Quercus virginiana*, *Populus tremuloides*, *Salix caprea*, *Syringa vulgaris*, *Tilia americana*, *Arbutus unedo*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Alnus incana* et *Pinus pinea* ; également signalé sur litière et sur terre nue.

Note – Selon Burdsall & Nakasone (1981), cette espèce est très proche de *Botryohypochnus isabellinus*. De son côté, Hjortstam (1983) considère que l'espèce est probablement proche de *C. alutaceum* (d'après la description). Hjortstam et al. (2009) les considèrent même comme des synonymes.

Note – *L. rugospora* et *L. baboquivariensis* nous semblent être très proches de *L. chordulata*. Il est possible qu'il ne s'agisse que d'une seule et même espèce : *L. chordulata* s.l.

Note – Selon Hjortstam & Ryvarden (2005), les spécimens qu'ils avaient décrits antérieurement comme *L. chordulata* (Hjortstam & Ryvarden 1997 et 2000) étaient des *Cyanobasidium microverrucisporum*.

Lindtneria flava Parmasto, *Eesti NSV Tead. Akad. Toimet. Biol.* **17** (4): 408 (1968) [= *Izv. Akad. Nauk Estonsk. SSR, Biol.* **17** (4): 408].

≡ *Mycolindtneria flava* (Parmasto) Rauschert, *Hausskneehtia* **4**: 54 (1988).

Bibliographie – Bernicchia et al. (2008), Bernicchia & Gorjón (2010: 417, clé, descr., dessins micro), Eriksson & Ryvarden (1976: 832-833, notes, dessins micro), Gilbertson & Ryvarden (1986: 430-431, descr., dessins micro), Gsell (1989: descr., photos MEB spores

et boucles [les grossissements indiqués ne sont pas corrects], dessins micro), Hjortstam (1987), Jülich (1984: 149-150, clé), Krieglsteiner (1994: notes et dessins micro), Larsen (1986, note, clé), Li et al. (2010, description, clé, dessins micro), Ryvarden & Gilbertson (1993: 384, descr., dessins micro, carte), Trichies (1996: descr., photo coul. carpophore, dessins micro [il s'agit peut-être de *L. panphyliensis*] ; 1999: notes sur la synonymie avec *L. leucobryophila* et *panphyliensis*).

Description succincte – Carpophore à odeur iodée, citrin à jaune d'œuf, se tachant de rougeâtre à rouge sang au toucher ou dans les blessures, brunâtre au sec, à hyménophore d'aspect variable, inégal, poroïde (à pores irréguliers, anguleux, 1-2 par mm) ou raduloïde (à verrues hautes de 1,5-2 mm), à marge arachnoïde, blanchâtre. Spores ellipsoïdes à parfois citriformes, de 6-9 × 5-6 µm, avec des aiguillons atteignant 1,5 µm (fig. 2). Basides de (25-) 28-38 (-47) × (8-) 9-13 µm [L/l = 3,00 à 4,20], bouclées. Cystides absentes (mais observées par Li et al. 2010). Hyphes partiellement bouclés.

Distribution – Europe : Bielorussie, Estonie, France, Italie, Pays-Bas, Suisse, Ukraine ; Asie : Chine ; Afrique : Kenya, Tanzanie ; Amérique : USA.

Écologie – Sur terre nue, sur mousses, sur branches (pourriture fibreuse) et feuilles de *Populus tremula*, *Salix caprea*, *Betula pendula*., *Alnus* sp., *Fagus*, également sur conifères.

Note – *L. flava* pourrait n'être qu'un synonyme de *L. leucobryophila* (voir notes sous ce dernier).

Note – Larsen (1986: 259) voit plutôt une proximité de l'espèce avec *L. rugospora*.

Note – Selon Bernicchia et al. (2008), les spécimens décrits de Suède et d'Italie doivent être rangés dans *L. panphyliensis*.

Lindtneria hydnoidea Bernicchia & Ryvarden, *Mycol. Res.* **102** (4): 503 (1998).

Bibliographie – Bernicchia & Ryvarden (1998: descr., photo carpophore, dessins micro, photo MEB spores), Bernicchia et al. (2008), Bernicchia & Gorjón (2010: 418, clé, descr., dessins micro)

Description succincte – Carpophore jaune vif à safran avec nuances ambrées, devenant jaune ochracé rouillé dans la vieillesse ou au froissement ; papillé-odontioïde à aculéé, marge arachnoïde. Spores subglobuleuses à globuleuses, de 7,5-9,5 × 7,0-9,0 µm, ornées d'aiguillons longs de 1,0-3,0 (-3,5) µm [d'après la photo, les aiguillons fusionnent parfois en courtes crêtes qui peuvent dessiner une ébauche de réticulation] et d'une couronne entourant la plage hilaire et soudée à l'apicule (fig. 4). Basides de 40-60 × 12-14 µm [L/l = 3,85], non bouclées. Cystidioles capitées dans le subhyménium et le subiculum, très variables de dimensions, de 2-20 µm diamètre, non bouclées. Hyphes non bouclés.

Distribution – Europe : Italie.

Écologie – Sur la litière de *Picea abies*, *Larix decidua*, *Hedera helix* et *Quercus robur* ou incrustant la face inférieure de la mousse *Hypnum cupressiforme*.

Note – *L. hydnoidea* est proche de *L. trachyspora*, par la couleur du carpophore et la forme des spores, mais cette dernière espèce est poroïde, a des hyphes bouclés et des aiguillons plus courts sur les spores.

Lindtneria leucobryophila (Henn.) Jülich, *Persoonia* **9** (3): 418 (1977).

≡ *Thelephora leucobryophila* Henn., *Verh. bot. Vereins Prov. Brandenburg* **39** (2): xcvi (1898) (basionyme).

≡ *Corticium leucobryophilum* (Henn.) Bourdot & Galzin, *Hyménomyc. France* : 229 (1928).

≡ *Phlebiella leucobryophila* (Henn.) Bondartsev, *Trut. Grib Evrop. Chasti SSSR Kavkaza* : 51 (1953).

≡ *Cristella leucobryophila* (Henn.) Parmasto, *Eesti NSV Tead. Akad. Toimet., Biol.* **14** (2): 223 (1965).

≡ *Trechispora leucobryophila* (Henn.) Liberta, *Taxon* **15** (8): 318 (1966).

≡ *Mycolindtneria leucobryophila* (Henn.) Rauschert, *Hausskneehtia* **4**: 53 (1988).

≡ *Lindtneria trachyspora* var. *leucobryophila* (Henn.) Krieglst., *Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleurop.* **9**: 112 (1994) [invalide : basionyme non cité].

Sistotrema sulphureum var. *variecolor* Bourdot & Galzin, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **30** (3): 274 (1914) [probablement invalide, les auteurs indiquant « Nous rapportons provisoirement à *Sistotrema sulphureum* deux plantes insuffisamment connues qui semblent l'état jeune d'espèces différentes »].

≡ *Sistotrema variecolor* (Bourdot & Galzin) Wakefield & A. Pearson, *Trans. Brit. mycol. Soc.* **6**: 320 (1920).
= *Sulphurina variecolor* (Bourdot & Galzin) Pilát, *Atlas Champ. Europe* (Praha) **3**: 473 (1936).
≡ *Phlebiella variecolor* (Bourdot & Galzin) Bondartsev, *Trut. Grib Evrop. Chasti SSSR Kavkaza* : 51 (1953).
≡ *Cristella variecolor* (Bourdot & Galzin) M.P. Christ., *Dansk bot. Ark.* **19** (2): 97 (1960).
Trechispora variecolor (Bourdot & Galzin) Liberta, *Taxon* **15** (8): 319 (1966).

Bibliographie – Bernicchia (2005: 319-320, descr.), Bernicchia et al. (2007, 2008), Bernicchia & Gorjón (2010: 419 et 862, clé, descr., dessins micro, photo couleurs), Bourdot & Galzin (1928, descr.), Christiansen (1960), Dämon (2001, Autriche), Fraiture (2011, descr., photo MEB spore), Ginns & Lefebvre (1993: 100), Ghobad-Nejhad (2009: 134, Arménie), Grosse-Brauckmann (1990, Allemagne), Hansen & Knudsen (1997: 122, clé, dessins micro fig. 145), Hennings (1898: descr.), Jülich (1977 ; 1984: 149, clé), Keller (1987, descr., ultrastructure de la paroi sporale, photo MEB spore), Krieglsteiner (1994: 111-113, notes ; 1999), Larsen (1986: 259-260, notes, clé), Legon & Pegler (1997: 61, descr., photo coul. carpophore), Losi (1999, descr.), Robinson (1995: 136, photo coul. carpophore), Ryvarden & Gilbertson (1993: 385-386, descr., dessins micro, carte Europe), Telleria (1990, Espagne), Trichies (1999: photo MEB spores).

Description succincte – Carpophore crème à paille clair ou ochracé, voire jaune d'œuf, marge blanche ; hyménophore lisse à indistinctement poroïde (1-3 pores / mm) ou avec des aiguillons épars. Spores obovales, ellipsoïdes à largement ellipsoïdes-fusiformes, de (6,0-) 7,0-9,0 (-10,0) × 4,0-5,5 (-6,5) µm, avec des aiguillons coniques peu serrés, de 0,5-1,0 (-1,5) µm, et de courtes crêtes, ainsi qu'une couronne en relief autour de la plage hilaire (fig. 9). Basides de 30-45 (-55) × (6-) 7-10 µm [L/l = 4,7-5,6], bouclées. Cystides absentes. Hyphes bouclés.

Distribution – Europe : Allemagne, Autriche, Belgique, Croatie, Danemark, Espagne, Estonie, Finlande, France, GD de Luxembourg, Grande-Bretagne, Italie, Norvège, Rép. Tchèque, Suède, Suisse ; Asie : Arménie ; Afrique : Zimbabwe ; Amérique : Canada, USA.

Écologie – Sur mousses (*Leucobryum*), plantes herbacées pourries (*Carex pendula*, *Clematis vitalba*, *Rumex obtusifolius*), feuilles, écorce et bois pourri de feuillus (*Quercus robur*, *Q. ilex*, *Fagus sylvatica*, *F. orientalis*, *Alnus*, *Ulmus* et *Carpinus*) et de conifères (*Pinus pinea*, *Abies alba*, *Cupressus macrocarpa*). Cause probablement une pourriture fibreuse.

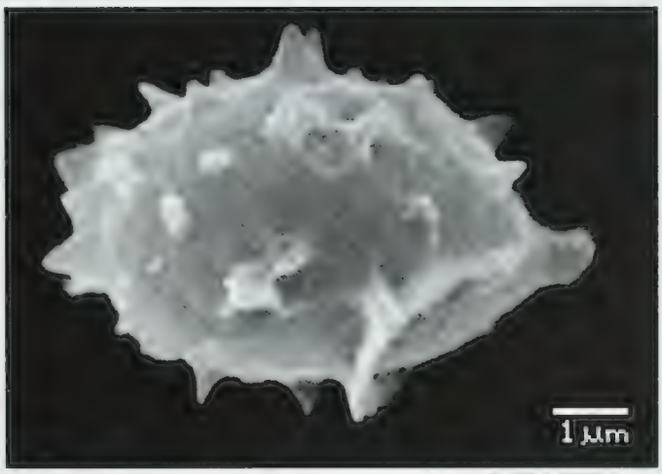


Figure 9 – Spore de *Lindtneria leucobryophila* vue au MEB (specimen A. Fraiture 3153, BR).

Note – Selon Larsen (1986: 260), la plage hilaire et l'apicule sont très semblables à celles de *L. rugospora*.

Note – Ainsi que le fait remarquer Trichies (1999), *L. flava* et *L. panphyliensis* sont très proches de *L. leucobryophila* et peut-être même conspécifiques. Dämon (2001) considère *L. flava* comme synonyme de *L. leucobryophila*. La principale différence entre les trois espèces précitées réside dans l'aspect de l'hyménophore, qui peut être lisse, tuberculé, poré ou raduloïde, mais ce caractère est probablement variable et n'a que peu de valeur taxonomique (Krieglsteiner 1994). De même, l'abondance relative des boucles sur les hyphes et les basides est probablement un caractère assez variable également. Enfin, le fait que la couronne n'atteindrait pas l'apicule chez *L. panphyliensis* alors que ce serait le cas chez *L. leucobryophila* semble inexact. Sur une même préparation du spécimen que nous avons décrit (Fraiture 2011), nous avons observé de nombreuses spores présentant chacun des deux types de couronne. En conclusion, il est pro-

bable que la synonymie de ces trois noms sera démontrée par l'analyse moléculaire, auquel cas c'est *L. leucobryophila* qui devra être utilisé pour nommer l'espèce.

Note – German Krieglsteiner (1994: 111-114) va plus loin encore dans le rassemblement des espèces et considère que *L. leucobryophila* (= *L. flava*) pourrait n'être qu'une variété de *L. trachyspora* (= *L. pterospora*), mais la combinaison qu'il publie est volontairement invalide (basionyme non cité). Par ailleurs, ainsi que le fait remarquer Trichies (1999: 76), c'est *L. trachyspora* qui devrait devenir variété de *L. leucobryophila* et non l'inverse, si on considère que les deux taxons ne sont que des variétés d'une même espèce. Lothar Krieglsteiner (1999) considère lui aussi *L. leucobryophila* et *L. flava* comme conspécifiques mais rejette la synonymie avec *L. trachyspora*.

Lindtneria lowei M.J. Larsen, *Mycotaxon* **75**: 131 (2000).

Bibliographie – Larsen (2000, descr., photos MEB spores).

Description succincte – Carpophore brun rosé terne (près de 5,0 YR 5/6, code Munsell), marge concolore à plus pâle ; hyménophore avec pores atteignant 0,25 mm de profondeur et 1-2,5 mm diam. Spores globuleuses à subglobuleuses, de 6,5-7,5 µm diam., ornées d'aiguillons qui atteignent 2,0-2,5 µm de long ; pourvues en outre d'une aile de même hauteur, entourant complètement la spore vers le milieu de celle-ci, et d'une couronne autour de la plage hilaire, englobant l'apicule. Basides de 40-45 × 10-15 µm [L/l = 3,40], généralement non bouclées. Cystides absentes mais il y a des terminaisons d'hyphes portant un globule d'excrétion qui pourraient passer pour des cystides. Hyphes avec boucles dans les cordons (pas ailleurs ?), faiblement cyanophiles.

Distribution – Amérique : USA.

Écologie – Sur bois de *Populus* sp.

Note – Selon Larsen (2000) : *L. lowei* pourrait former un groupe naturel avec *L. pterospora* et *L. thujatsugina* (aile autour de la spore + couronne limitant la plage hilaire). Toutefois, les spores de *L. thujatsugina* portent une corolle secondaire [beaucoup plus basse que l'aile et située entre cette dernière et la couronne, voir photos MEB]. De plus, les spores de *L. pterospora* mesurent 7,5-8,5 (9,0) µm diam. et sont donc nettement plus grandes que celles de *L. lowei* [ce dernier point ne correspond pas à la d.o. de *L. pterospora* !].

Lindtneria panphyliensis Bernicchia & M.J. Larsen, in Larsen & Bernicchia, *Mycotaxon* **37**: 350 (1990).

Bibliographie – Bernicchia & Padovan (1993: 24-26 et 32, descr., photos MEB spores, dessin micro), Bernicchia (2001), Bernichia et al. (2008), Bernicchia & Gorjón (2010: 420, 862 et 863, clé, descr., dessins micro, photos couleurs), de Vries (2004, descr., dessins micro), de Vries et al. (2006, descr., dessins micro), Larsen & Bernicchia (1990: descr., photos MEB spores), Losi (1999, descr.), Roberts (1995, descr., dessins micro).

Description succincte – Carpophore jaune pâle, ochracé, jaune alutacé, cuir rosé (vers 10,0 YR 8/6 à 10,0 YR 7/6, code Munsell), marge plus pâle ; papilleux à odontioïde, plus rarement lisses. Spores fusoïdes-ellipsoïdes, souvent faiblement aplaties sur une face, de (6,0-) 7,5-8,0 (-10,0) × (3,5-) 4,0-6,0 µm, à aiguillons longs de 0,5-1,0 µm ; couronne n'atteignant pas l'apicule et donc non fusionnée avec lui. Basides de 20-25 × 9-11 µm [L/l 2,25], non bouclées selon la description originale, mais la figure 5 de Bernicchia & Padovan (1993) les montre toutes clairement bouclées et Bernicchia & Gorjón (2010) mentionnent bien les boucles. Cystides non mentionnées (mais observées par de Vries 2004). Hyphes bouclés à certaines cloisons, certains nettement cyanophiles dans le bleu coton.

Distribution – Europe : Italie, Grande-Bretagne, Pays-Bas.

Écologie – Sur *Quercus robur*, *Ulmus minor*, *Elaeagnus angustifolius*, *Carpinus betulus* et *Populus* sp., ainsi que sur litière d'*Abies alba* et à la base de tiges mortes de *Carex pendula*.

Note – Cette espèce pourrait n'être qu'une forme hydnoïde de *L. leucobryophila* (voir les notes sous cette espèce).

Lindtneria pellicularis Jülich, *Persoonia* **9** (4): 463 (1978).

= *Mycolindtneria pellicularis* (Jülich) Rauschert, *Hauvsknechtia* **4**: 54 (1988).

= *Cyanobasidium pellicularе* (Jülich)

Hjortstam & Ryvarden, *Syn. Fung.* (Oslo) **20**: 37 (2005).

Bibliographie – Jülich (1978: 463-465, descr., clé, dessins micro), Larsen (1986: 260, notes, clé).

Description succincte – Carpophore crème à ochracé, à marge blanchâtre ; très mince (50 µm d'épaisseur), lisse. Spores globuleuses, 5,0-5,6 µm diam., densément couvertes d'épines courtes et minces. Basides 28-32 × 8-9 µm [L/l = 3,53], bouclées. Cystides absentes. Hyphes toujours bouclés.

Distribution – Australie.

Écologie – Sur bois mort d'*Eucalyptus*.

Note – Selon Larsen (1986), cette espèce ne semble pas appartenir au genre *Lindtneria*. Elle ne montre pas le branchement des hyphes caractéristique du genre. Les dilatations des hyphes et la couronne associée à l'apicule sont également absents. Elle serait plus proche du genre corticioïde *Tomentellopsis*.

Note – May et al. (2003) considèrent cette espèce comme un synonyme de *L. chordulata*. Hjortstam et al. (2009) indiquent toutefois que cela reste à prouver.

Lindtneria pterospora D.A. Reid, *Kew Bull.* **30** (4): 597 (« 1975 », publ. 1976).

Mycolindtneria pterospora (D.A. Reid) Rauschert, *Hausskechtia* **4**: 54 (1988).

Bibliographie – Kotkova V.M. (2008, Russie), Krieglsteiner (1999: Abb. 49 et peut-être 48, sub *L. trachyspora*, photos MEB spores), Larsen (1986: 260 et 267, note, clé, photos MEB spores), Oberwinkler & Horak (1979, ? sub *L. trachyspora*, photos MEB et MET spores), Reid (1975: descr., dessins spores).

Description succincte – Carpophore cuir jaunâtre, tendant à se colorer de brun au froissement ; avec des plis en lamelles et des pores qui atteignent 1 mm diam. et 1,0-1,5 mm de profondeur. Spores globuleuses, de 5,75-7,0 µm diam. [7,5-8,5 (-9,0) µm fide Larsen (1986)], pourvues d'une large aile faisant le tour complet de la spore, vers son milieu, ainsi que de grandes épines coniques et d'une couronne qui entoure la plage hilaire et englobe l'apicule (fig. 6). D'après les photos au microscope électronique, l'aile est haute d'environ 2,5-3,5 µm. Certaines photos semblent montrer la présence, au moins sur certaines spores, d'une aile secondaire, beaucoup moins élevée que l'aile principale. Cette structure est cependant beaucoup moins nette que chez *thujatsugina*. Basides non décrites. Cystides non décrites. Hyphes non bouclés.

Distribution – Europe : Allemagne, Russie ; Afrique : Ghana.

Écologie – Sur rameau tombé, sous *Elaeis guineensis*.

Note – Selon Larsen (1986: 260), cette espèce est très proche de *L. thujatsugina* mais les spores de *pterospora* sont plus grandes (7,5-8,5 (-9,0) µm diam.) [ces dimensions ne correspondent pas à la description originale de *pterospora*] et les carpophores cuir jaunâtre sont pelliculaires et se fragmentent aisément.

Note – Selon German Krieglsteiner (1994: 112), *L. pterospora* ne serait qu'un synonyme de *L. trachyspora*. Lothar Krieglsteiner (1999) reprend cette hypothèse mais avec un peu de doute. L'excellente photo des spores au MEB que ce dernier auteur présente à la figure 49 nous semble représenter typiquement des spores de *L. pterospora*. Les spores de la figure 48 sont certainement moins typiques, l'aile étant beaucoup moins nettement développée.

Note – Il est possible que d'autres taxons existent dans le groupe de *L. pterospora* :

Sp. A. : Une récolte décrite par Breitenbach (1977, descr., photo n/b carpophore, dessins et photos micro) est semblable à *L. pterospora* mais possède des spores nettement plus grandes : 10 (-12) × (7-) 9 µm. Elle a été faite en Suisse, sur bois mort de *Picea abies*, en station très humide.

Sp. B. : La très belle photo prise au microscope électronique et publiée par Oertel & Fuchs (2001) et par Schäffner (2002), montre des spores entièrement entourées d'une aile dentelée, large de 2,5 µm et typique du groupe *pterospora* (fig. 7), mais les spores sont nettement ellipsoïdes (environ 7 × 5 µm) alors que celles du groupe *pterospora* sont (sub-)globuleuses et un peu plus grandes. La photo publiée par Trichies (1999: 73, fig. 3) pourrait se rapporter au même taxon. Il est toutefois étonnant que la figure 4, présentée dans ce dernier travail, montre une spore totalement dépourvue d'aile, alors qu'elle provient du même spécimen. Il nous semble en tout cas que les spécimens précités ne correspondent pas à *L. trachyspora*,

contrairement à ce que la légende de ces photos indique. En effet, une telle aile n'est pas mentionnée dans la description de cette dernière espèce, ni dans la description de son lectotype (Larsen 1986) ; on ne voit pas d'aile non plus sur les photos au MEB des spores de ce lectotype (Larsen 1986: 263).

Lindtneria rugospora (W.B. Cooke) M.J. Larsen, *Nova Hedwigia* **43** (3/4): 258 (1986).

≡ *Serpula rugospora* W.B. Cooke, *Mycologia* **49** (2): 214 (1957) (basionyme).

Bibliographie – Cooke (1957, descr.), Ginns & Lefebvre (1993, descr.), Larsen (1986, descr., clé, photos MEB spores).

Description succincte – Carpophore crème pâle, brunâtre pâle, avec les sommets des crêtes et des plis faiblement orange ; à pores bas délimités par des crêtes et des plis irrégulièrement arrangés. Spores globuleuses à subglobuleuses à largement ellipsoïdes, aplaties d'un côté, de 5,0-6,0 (-7,5) × 4,0-5,0 (-6,5) µm, mais de 6,0-7,5 (-10) × 5,5-7,0 µm selon Ginns & Lefebvre (1993), ornées de verrues ou de courtes épines triangulaires, hautes d'environ 0,5 µm, qui fusionnent parfois en courtes crêtes ou en ébauche de réticule ; apicule associé avec une couronne très peu élevée (fig. 1). Basides de 28-35 × 9-11 µm [L/l = 3.15] ou (fide Cooke 1957) de 14,4 × 7,2 µm [L/l = 2,00] ou (fide Ginns & Lefebvre 1993) de 23-30 × 8-10 µm, bouclées. Cystides absentes. Hyphes bouclés.

Distribution – Amérique : USA.

Écologie – Sur bois pourri.

Note – *L. rugospora* nous semble être très proche de *L. baboquivariensis* et de *L. chordulata*,. Il est possible qu'il ne s'agisse que d'une seule et même espèce : *L. chordulata* s.l.

Lindtneria thujatsugina M.J. Larsen, *Nova Hedwigia* **43** (3/4): 258 (1986).

Bibliographie – Larsen (1986: 258-259, 264-265, descr., clé, photos MEB spores), Larsen (2000: fig. 4, photo MEB spores), Gilbertson & Ryvarden (1987: 810-812 ; descr., dessins micro, carte USA).

Description succincte – Carpophore orange ochracé, rouge pourpre pâle sur le sec, pourvu de pores irréguliers atteignant un diam. de 1-1,5 mm. Spores globuleuses, de 6,0-7,5 µm diam., ornées d'une aile qui entoure complètement la spore, près de l'équateur, d'épines et d'une couronne qui entoure la plage et est réunie à l'apicule (fig. 5) [d'après les photos MEB, l'aile serait large de 1,3-2,0 µm et les épines longues de 1,5-2,0 µm ; on distingue une seconde aile, beaucoup plus basse que la première et située entre l'aile et la couronne]. Basides de (30-) 40-50 × 10-12 (-14) µm [L/l = 3,00-4,00], habituellement bouclées. Cystides absentes selon Gilbertson & Ryvarden (1987), mais Larsen (1986) mentionne des cystides ou cystidioles de longueur variée, non bouclées, avec 1-2 septa sur leur longueur, atteignant 50 × 3-5 µm, à sommet encapsulé dans une matière cyanophile qui se colore aussi par la phloxine. Il semble que ces cystides ne soient pas identiques aux extrémités d'hyphes qui sont souvent, elles aussi, encapsulées dans une substance cyanophile se colorant rapidement dans la phloxine. Hyphes bouclés à certaines cloisons.

Distribution – Amérique : USA.

Écologie – Sur litière décomposée (« duff »), sous *Thuja plicata* et *Tsuga heterophylla*.

Note – Voir note sous *L. lowei*.

Lindtneria trachyspora (Bourdot & Galzin) Pilát, *Stud. bot. Čechoslov.* **1** (2): 72 (1938).

≡ *Poria trachyspora* Bourdot & Galzin, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **41** (2): 219 (1925) (basionyme) [Bourdot & Galzin indiquent comme syn. « *Sistotrema sulphureum* var. *retigera*. Hym de Fr. V, n°351 (état jeune) ». Comme, dans la publication de ce dernier taxon, ces auteurs indiquent « Nous rapportons provisoirement à *Sistotrema sulphureum* deux plantes insuffisamment connues qui semblent l'état jeune d'espèces différentes », cette var. *retigera* est probablement invalide et le fait qu'elle soit mise en synonymie de *P. trachyspora* n'invalide pas la publication de ce dernier].

≡ *Trechispora trachyspora* (Bourdot & Galzin) Bondartsev & Singer, *Annls mycol* **39** (1): 48 (1941).

≡ *Phlebiella trachyspora* (Bourdot & Galzin) Bondartsev & Singer ex Bondartsev, *Trut. Grib Evrop. Chasti SSSR Kavkaza* : 51 et 590 (1953).

≡ *Mycolindtneria trachyspora* (Bourdot & Galzin) Rauschert, *Hausknechtia* **4**: 53 (1988).

Bibliographie – Bernicchia (2001, 2005: 319-322, 691-692, descr., photos coul. carpophores, dessins micro), Bernicchia et al. (2008), Bernicchia & Gorjón (2010: 422 et 864, clé, descr., dessins micro, photo couleurs), Bondartsev (1953: 590-591, descr.), Breitenbach & Kränzlin (1986: pl. 142, description, photo coul. carpophore, dessins micro), Christiansen (1960: 334-335, descr. et dessin micro provenant de Hansen 1960), Dämon (1997, 2001), Eriksson & Ryvarden (1976: 830-834, descr., photo n/b carpophore, dessins micro, photos MEB spores et terminaisons d'hyphes), Gilbertson & Ryvarden (1986: 432-433, descr., dessins micro, carte USA) , Grosse-Brauckmann (1990, Allemagne), Hansen (1960: descr., discussion, dessins micro), Hansen & Knudsen (1997: 122, clé), Jülich (1984: 149, clé, courte description), Keller (1986, ultrastructure de la paroi sporale ; 1987, id. + photo MEB spore), Krieglsteiner (1994: 109-114, discussion, dessins micro ; 1999), Larsen (1986: lectotypification, description, photos MEB spores), Legon (2012: descr., photo carpoph.), Li et al. (2010, clé), Lowe (1966: 45-46, descr., dessin spores), Martín et al. (2004, moléculaire, photos MEB spores), Oberwinkler & Horak (1979, photos MEB et MET spores), Oertel & Fuchs (2001), Pilát (1938, descr., photos n/b carpophore, dessins micro ; 1960: 243-244, photos n/b carpophores, descr. en tchèque), Reid (1975, dessins de spores, bonne présentation des changements de genre et de famille de l'espèce ; 1983, descr. d'une forme souterraine), Ryvarden & Gilbertson (1993: 386-387, descr., dessins micro, carte Europe), Ryvarden et al. (2003, Norvège), ? Schäffner (2002: 33-34, photo MEB spores, mais il ne s'agit probablement pas de *L. trachyspora*, voir note sous *L. pterospora*), Spirin & Zmitrovich (2007), Telleria (1990, Espagne), Trichies (1999, photos MEB spores, mais il s'agit probablement d'une espèce du groupe *pterospora*), Wakefield (1952: descr., dessins spores).

Description succincte – Carpophore jaune pâle à crème ou jaune d'or à jaune soufre dans la jeunesse, devenant orange jaunâtre à ochracé pourpré, brun argile terne ou faiblement rose-lilas lorsqu'il est plus mûr ; poroïde, réticulé-poré ou alvéolé-labyrinthé, avec des pores sublabyrinthiformes ou arrondis, larges de (0,5-) 1,0-1,5 mm et profonds de (0,3-) 1 (-2) mm. Les carpophores frais colorent nettement de jaune vif le papier dans lequel ils sont enveloppés (Legon 2012) ; ce fait a également été observé chez les *Stephanospora*, qui sont très proches des *Lindtneria* (voir Fraiture & Alpago Novello 2013). Spores largement ellipsoïdes-obovoïdes à subglobuleuses, voire globuleuses (fig. 3), de (6,0-) 8,0-9,0 (-10,0) × (6,0-) 7,0-8,0 µm, ornées d'aiguillons de 1,5-2,0 µm, qui fusionnent fréquemment pour former des crêtes courtes et irrégulières dessinant parfois une ébauche d'aile ou une vague réticulation incomplète, mais sans jamais former ni une aile complète, comme celle qui est observable dans le groupe de *L. pterospora*, ni un réticulum complet, comme celui qui est illustré par Pilát (1938) ; la plage hilaire est entourée d'une couronne soudée à l'apicule. Hansen (1960) rapporte qu'on trouve des spores avec des nodules arrondis, présents seuls ou avec les aiguillons ; il pense qu'il peut s'agir d'un développement anormal ou alors que les nodules ne sont qu'un stade de développement des aiguillons comme Malençon (1958) l'a montré chez les *Tomentella*. Basides de 20-40 × (6-) 9-12 (-13) µm [L/l = 2,85-3,57], bouclées (peut-être pas toujours). Cystides absentes mais l'apex de certains hyphes produit un globule de substances excrétées et pourrait être pris pour une cystide. Hyphes avec boucles éparses.

Distribution – Europe : Allemagne, Autriche, Bulgarie, Croatie, Danemark, Espagne, Estonie, Finlande, France, GD Luxembourg, Grande-Bretagne, Irlande, Italie, Norvège, Pays-Bas, République Tchèque, Russie, Slovaquie, Suède, Suisse ; Asie : Chine ; Amérique : Canada, Costa Rica, USA.

Écologie – Sur écorce et bois très pourri, de feuillu (notamment *Fraxinus*, *Carpinus*, *Corylus*, *Quercus robur*, *Prunus avium*, *Populus alba*, *Tilia*, *Ulmus*) et, occasionnellement, de conifère (*Picea*, *Pinus nigra*, *P. sylvestris*), ainsi que sur plantes herbacées mortes (*Typha latifolia* et *Pteridium*, feuilles mortes de *Quercus ilex*), généralement sur sol humide mais signalé également d'une pelouse calcaire, à la face inférieure des branches ou des troncs couchés, mais aussi gagnant la terre et les mousses avoisinantes, également dans les galeries d'un nid de fourmis (*Myrmica sabuleti*). Cause une pourriture fibreuse. A été observé en association avec *Tylospora fibrillosa* (Richter et al. 1996).

Note – Les spécimens dont des photos des spores au MEB sont présentées par Krieglsteiner (1999: Abb. 49) et Oberwinkler & Horak (1979) appartiennent très probablement à *L. pterospora*.

Note – La spore présentée par Martín et al. (2004: fig. 1c) montre un apicule dressé dans l'axe de la spore et isolé au centre de la couronne. Ce type de disposition correspond à une statismospore, type de spore que l'on rencontre chez les champignons « séquestrés » (par exemple *Stephanospora caroticolor*), et il nous semble donc très étonnant de le trouver chez un *Lindtneria*, qui possède des ballistospores, avec apicule déjeté et plus ou moins fusionné à la couronne.

Note – Dämon (2001) signale que les spores immatures de cette espèce ne sont pas globuleuses mais ellipsoïdes et montrent une ornementation encore peu développée, ce qui peut mener à une mauvaise détermination des spécimens.

REMERCIEMENTS

Omer Van de Kerckhove (BR) a réalisé les dessins de spores, Frank Van Caekenberghe (BR) a pris la photo au microscope électronique et Cyrille Gerstmans (BR) a préparé les figures pour la publication. Andreas Gminder ainsi que Wolfgang Dämon nous ont chacun communiqué copie d'une référence bibliographique. Les dr. Ilmi Parmasto (TAA) et Pierre Jouandet nous ont aidé à contrôler trois références bibliographiques. Nous avons également eu une discussion concernant le mode de vie des *Lindtneria* avec Serge Audet, Marc-André Selosse, Lionel Ferry et Pierre-Arthur Moreau, sur le Forum « Mycologia Europaea ». Nous leur adressons à tous nos vifs remerciements.

BIBLIOGRAPHIE

Bernicchia A. & Padovan F. (1993) Micoflora della foresta Panfilia (Ferrara). *Rivista Micol.* **36** (1): 21-35.

Bernicchia A. & Ryvarden L. (1998) A new species of *Lindtneria* from Italy. *Mycol. Res.* **102** (4): 502-504.

Bernicchia A. (2001) A checklist of Corticioid, Polyporoid and Clavarioid fungi (*Basidiomycotina*) from the Emilia-Romagna region, Italy. *Sydowia* **53** (1): 1-33.

Bernicchia A. (2005) Polyporaceae s.l. *Fungi Europaei* **10**: 808 p. Ed. Candusso, Alassio.

Bernicchia A., Savino E. & Gorjón S.P. (2007) Aphyllophoraceous wood-inhabiting fungi on *Pinus* spp. in Italy. *Mycotaxon* **101**: 5-8 + checklist p. 1-21.

Bernicchia A., Benni A., Venturella G., Gargano M.L., Saita A. & Gorjón S.P. (2008) Aphyllophoraceous wood-inhabiting fungi on *Quercus* spp. in Italy. *Mycotaxon* **104**: 445-448 + checklist p. 1-25.

Bernicchia A., Arras L., Piga A. & Ryvarden L. (2009) Biodiversity of Sardinian aphyllophoraceous fungi. *Micol. Veg. medit.* **24** (1): 35-92. [Voir aussi http://www.micolvegetmedit.it/res/default/aphyllophoroidi.pdf]

Bernicchia A. & Gorjón S.P. (2010) Corticiaceae s.l. *Fungi Europaei* **12**: 1008 p. Ed. Candusso, Alassio.

Boidin J. (1970) Basidiomycètes Corticiaceae de la République Centrafricaine, II – Les genres *Botryobasidium* Donk et *Candelabrochaete* nov. gen. *Cah. Maboké* **8** (1): 17-25.

Boidin J. & Gilles G. (1982) Basidiomycètes Botryohypochnoideae du Gabon. *Mycotaxon* **14** (1): 280-304.

Boidin J. & Gilles G. (1986) Basidiomycètes Aphyllophorales de l'Île de la Réunion, 5 – Famille des Ceratobasidiaceae Martin et genre *Suillosporium* Pouzar. *Bull. trimest Soc. mycol. France* **102** (3): 305-314.

Bondartsev A.S. (1953) Trutovye griby evropeiskoi chasti SSSR i Kavkaza. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moscou-Leningrad, 680 p. + index et 188 pl. [Nous n'avons consulté que la traduction anglaise, réalisée par l'Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem (1971)].

Bourdot H. & Galzin A. (« 1927 », publ. 1928) Hyménomycètes de France. M. Bry, Sceaux, iv, 762 p. [Il y a une réimpression dans *Biblioth. mycol.* **23**, J. Cramer, 1969].

Breitenbach J. (1977) *Lindtneria pterospora* Reid n. sp. Kew Bull. 30 (4): 597 (1975) ein europäischer Erstfund ? *Schweiz. Z. Pilzk.* **55** (6): 81-86.

Breitenbach J. & Kränzlin F. (1986) Cham-

pignons de Suisse, 2 – Champignons sans lames. Mykologia, Lucerne, 412 p.

Burdsall H.H. Jr. & Nakasone K.K. (1981) New or little known lignicolous Aphyllophorales (Basidiomycotina) from Southeastern United States. *Mycologia* **73** (3): 454-476.

Cannon P.F. & Kirk P.M. (2007) Fungal Families of the World. CABI, Wallingford, xiii, 456 p.

Christiansen M.P. (« 1959 », publ. 1960) Danish Resupinate Fungi, II – Homobasidiomycetes. *Dansk bot. Ark.* **19** (2): 57-388.

Clémençon H. (1978) Siderophilous granules in the basidia of Hymenomycetes. *Persoonia* **10** (1): 83-96.

Cooke W.B. (1957) The genera *Serpula* and *Meruliporia*. *Mycologia* **49** (2): 197-225.

Dai Y.-C. (2011) A revised checklist of corticioid and hydnoid fungi in China for 2010. *Mycoscience* **52**: 69-79.

Dämon W. (1997) Corticioide Basidienpilze Österreichs 1. *Österr. Z. Pilzk.* **6**: 91-129.

Dämon W. (2001) Die Corticioiden Basidienpilze des Bundeslandes Salzburg (Österreich) - Floristik, Lebensräume und Substratökologie. *Biblioth. mycol.* **189**: 1-413. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.

de Vries B.W.L. (2005) *Cristella* weekend 2004. *Coolia* **48** (2): 86-91.

de Vries B.W.L., Dam N. & Wassink H. (2006) Op stap met polderjongens. *Coolia* **49** (4): 191-196.

Domański S. (1991) Mała flora grzybów, T. 1 Basidiomycetes (Podstawczaki) Aphyllophorales (Bezblaszkowce) Stephanosporales (Stefanosporowce), 6 – Corticiaceae (*Kavinia-Rogersella*), Stephanosporaceae (*Lindtneria*). Państwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa, Kraków, vi, 273 p.

Donk M.A. (1931) Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomycetae (uitgezonderd Uredinales en Ustilaginales) en Homobasidiomycetae-Aphyllophoraceae, deel 1. *Meded. Ned. mycol. Ver.* **18/20**: 67-200.

Dueñas M. & Telleria M.T. (1988) Catálogo de los Corticiáceos y Polyporáceos, s.l. (Aphyllophorales, Basidiomycotina), de la micoflora Cántabro-Astur. *Ruizia* **5**: 1-262.

Durand Th. (« 1889 », publ. 1890) Un nouveau genre de Liliaceae (*Lindneria* Th. Dur. & Lubbers). *Bull. Soc. bot. France* **36**: CCXVI-CCXVIII + pl. XVIII.

Eriksson J. & Ryvarden L. (1973) The Corticiaceae of North Europe, 2 – *Aleurodiscus* - *Confertobasidium*. Fungiflora, Oslo, [v] p. + pp. 60-261 + pl. 1-24.

Eriksson J. & Ryvarden L. (1975) The Corticiaceae of North Europe, 3 – *Coronicium* - *Hyphoderma*. Fungiflora, Oslo, pp. 285-546.

Eriksson J. & Ryvarden L. (1976) The Corticiaceae of North Europe, 4 – *Hyphodermella* - *Mycoacia*. Fungiflora, Oslo, pp. 547-886.

Fraiture A. ("2011", publ. 2012) Observation of *Lindtneria leucobryophila* in the greenhouses of the Botanic Garden. *Scripta bot. Belg.* **47**: 195-197.

Fraiture A. & Alpago Novello L. (2013) A propos de l'observation de *Stephanospora chilensis* en Italie. *Scripta bot. belg.* **51**: 13-16.

Garnier-Delcourt M., Marson G., Reckinger Ch., Schultheis B. & Tholl M.-T. (2013) Notes mycologiques luxembourgeoises, VII. *Bull. Soc. Naturalistes luxemb.* **114** [sous presse].

Gilbertson R.L., Burdsall H.H. Jr. & Canfield E.R. (1976) Fungi that decay mesquite in Southern Arizona. *Mycotaxon* **3** (3): 487-551.

Gilbertson R.L. & Ryvarden L. (1986) North American Polypores, vol. 1 – *Abortiporus* - *Lindtneria*. Fungiflora, Oslo, [vi], 433 p.

Gilbertson R.L. & Ryvarden L. (1987) North American Polypores, vol. 2 – *Megasporoporia* - *Wrightoporia*. Fungiflora, Oslo, [viii], 437-885 p.

Ginns J. & Lefebvre M.N.L. (1993) Lignicolous corticioid fungi (Basidiomycota) of North America. *Mycol. Mem.* **19**: vi, 247 p.

Ginns J. (1998) Genera of the North American Corticiaceae sensu lato. *Mycologia* **90** (1): 1-35.

Ghobad-Nejhad M., Hallenberg N., Parmasto E. & Kotiranta H. (2009) A first annotated checklist of corticioid and polypore basidiomycetes of the Caucasus region. *Mycol. Balcan.* **6** (3): 123-168.

Grosse-Brauckmann H. (1990) Corticioide Basidiomyceten in der Bundesrepublik Deutschland : Funde 1960 bis 1989. *Z. Mykol.* **56** (1): 95-130.

Gsell H. (1989) *Lindtneria flava*, une récolte intéressante dans le Jardin botanique de Zurich. *Schweiz. Z. Pilzk.* **67** (9/10): 178-181.

Hansen L. (1960) *Lindtneria trachyspora*, a poriate corticiaceous fungus with coronate spores. *Bot. Tidsskr.* **55** (4): 277-281.

Hansen L. & Knudsen H. (1997) Nordic Macromycetes, vol. 3 – Heterobasidioid, Aphyllophoroid, and Gastromycetoid Basidiomycetes. Nordsvamp, Copenhagen, 444 p.

Hennings P. (1898) [pas de titre]. *Verh. bot. Vereins Prov. Brandenburg* **39** (2): xcv-xcvi.

Hibbett D.S. & Thorn R.G. (2001) Homobasidiomycetes. In: McLaughlin D.J., McLaughlin E.G. & Lemke P.A. (eds), *The Mycota* VII – Systematics and evolution, Part B: pp. 121–170. Springer-Verlag, Berlin.

Hjortstam K. (1983) Studies in tropical Corticiaceae (Basidiomycetes), V – Specimens from east Africa collected by L. Ryvarden. *Mycotaxon* **17**: 555-572.

Hjortstam K. (1987) Studies in tropical corticiaceae (Basidiomycetes), VII – Specimens from East Africa, collected by L. Ryvarden, II. *Mycotaxon* **28** (1): 19-37.

Hjortstam K. & Larsson K.-H. ("1994", publ. 1995) Annotated check-list to genera and species of corticioid fungi (Aphyllophorales, Basidiomycetes) with special regards to tropical and subtropical areas. *Windahlia* **21**: 1-75.

Hjortstam K. & Ryvarden L. (1997) Corticioid species (Basidiomycotina, Aphyllophorales) from Colombia collected by Leif Ryvarden. *Mycotaxon* **64**: 229-241.

Hjortstam K. ("1997", publ. 1998) A checklist to genera and species of corticioid fungi (Basidiomycotina, Aphyllophorales). *Windahlia* **23**: 1-54.

Hjortstam K. & Ryvarden L. (2000) Corticioid species (Basidiomycotina, Aphyllophorales) from Colombia, II. *Mycotaxon* **74** (1): 241-252.

Hjortstam K. & Ryvarden L. (2005) New taxa and new combinations in tropical corticioid fungi (Basidiomycotina, Aphyllophorales). *Synopsis Fung.* **20**: 33-41.

Hjortstam K., Ryvarden L. & Iturriaga T. (2005) Studies in corticioid fungi from Venezuela, II (Basidiomycotina, Aphyllophorales). *Synopsis Fung.* **20**: 42-78.

Hjortstam K., Roberts P.J. & Spooner B.M. (2009) Corticioid fungi from the Kimberley Region, Western Australia. *Kew Bull.* **64** (2): 353-368.

Jülich W. (1977) On two species of the genus *Trechispora* (Corticiaceae). *Persoonia* **9** (3): 417-418.

Jülich W. (1978) On some Aphyllophorales from Australia. *Persoonia* **9** (4): 453-472.

Jülich W. (1979) Studies in resupinate Basidiomycetes, VI – On some new taxa. *Persoonia* **10** (3): 325-336.

Jülich W. (1981) Higher taxa of Basidiomycetes. *Biblioth. mycol.* **85**: 485 p. + 2 tabl.

Jülich W. (1982) Notes on some basidiomycetes (Aphyllophorales and Heterobasidiomycetes). *Persoonia* **11** (4): 421-428.

Jülich W. (1984) Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Aphyllophorales, Heterobasidiomycetes, Gastromycetes. *Kleine Krypt.fl.* **IIb/1**: ix, 626 p.

Keller J. (1986) Ultrastructure des parois sporiques de quelques Aphyllophorales. *Mycol. Helv.* **2** (1): 1-34.

Keller J. (1987) Feinstruktur der Sporenwände einiger Aphyllophorales, I. *Hydnocristella himantia*. II. *Lindtneria leucobryophila*. *Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleurop.* **3**: 359-364.

Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. & Stalpers J.A. (2008) [Ainsworth's & Bisby's] Dictionary of the Fungi (10th ed.). CAB International, Oxon, xi, 771 p.

Kotiranta H. & Saarenoksa R. (1993) Rare Finnish Aphyllophorales (Basidiomycetes) plus two new combinations in *Efibula*. *Ann Bot. Fenn.* **30**: 211-249.

Kotkova V.M. (2008) [The first records of *Lindtneria pterospora* (Stephanosporaceae, Basidiomycota) in Russia]. *Mikol. Fitopat.* **42** (5): 461-463.

Krieglsteiner G.J. (1994) Über neue, seltene und kritische Makromyzeten in

Deutschland, Folge XV – Basidiomyceten, Nichtblätterpilze. *Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleurop.* **9**: 97-119.

Krieglsteiner L. (1999) Fungi in Lower Franconia and their occurrence in different types of vegetation. *Regensburg. mykol. Schriften* **9**: iv, 905 p.

Kröber H., Miersch J. & Ritter G. (1986) Gehören *Botryohypochnus* und *Lindtneria* in die Verwandtschaft der Thelephoraceae ? *Boletus* **10** (1): 19-22.

Langer G. (1994) Die Gattung *Botryobasidium* Donk (Corticiaceae, Basidiomycetes). *Biblioth. mycol.* **158**: ii, 459 p.

Larsen M.J. (1986) *Lindtneria thujatsugina* sp. nov. (Stephanosporales, Stephanosporaceae) and notes on other resupinate basidiomycetes with ornamented basidiospores. *Nova Hedwigia* **43** (3/4): 255-267.

Larsen M.J. & Bernicchia A. (1990) *Lindtneria panphyliensis* sp. nov. from Po valley, Italy. *Mycotaxon* **37**: 349-352.

Larsen M.J. (2000) *Lindtneria lowei* sp. nov. (Stephanosporales, Stephanosporaceae). *Mycotaxon* **75**: 131-135.

Larsson K.-H. (2007) Re-thinking the classification of corticioid fungi. *Mycol. Res.* **111** (9): 1040-1063.

Legon N. & Pegler D.N. (1997) Profiles of Fungi, 85 – *Lindtneria leucobryophila* (Henn.) Jülich in *Persoonia* 9: 418 (1977). *Mycologist* **11** (2): 61.

Legon N. (2012) Fungal portraits, n° 50 *Lindtneria trachyspora*. *Field Mycol.* **13** (2): 39-42.

Li H.-J., He S.-H. & Cui B.-K. (2010) Polypores from Bawangling Nature Reserve, Hainan Province. *Mycosystema* **29** (6): 828-833.

Losi C. (1999) Macrofungus flora of the lagoon of Venice and adjacent areas (Italy). Non-gilled Basidiomycetes, II – Corticioid fungi. *Mycotaxon* **71**: 69-87.

Lowe J.L. (1966) Polyporaceae of North America. The genus *Poria*. *Techn. Publ. School Forest. State Univ. New York* **90**: 183 p.

Maekawa N. (1992) The genus *Botryohypochnus* (Corticiaceae, Aphyllophorales) from Japan. *Trans. mycol. Soc. Japan* **33** (3): 317-324

Malençon G. (1958) Le développement des spores chez les Phylactériés. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **74** (4): 423-435.

Martín M.P., Raidl S. & Tellería M.T. (2004) Molecular analyses confirm the relationship between *Stephanospora caroticolor* and *Lindtneria trachyspora*. *Mycotaxon* **90** (1): 133-140.

May T.W., Milne J., Shingles S. & Jones R.H. (2003) *Fungi of Australia, 2B – Catalogue and bibliography of Australian fungi 2 : Basidiomycota p.p. & Myxomycota p.p.* ABRS/CSIRO Publishing, Melbourne, xxxii, 452 p.

McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme Van Reine W.F., Smith G.F., Wiersema J.H. & Turland N.J. (2012) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). *Regnum Vegetabile* **154**: xxx, 208 p. Koeltz Sci ific Books. [electronic version available at http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php]

Minter D.W. (2009) *Cyberlindnera*, a replacement name for *Lindnera* Kurtzman et al., nom. illegit. *Mycotaxon* **110**: 473-476.

Oberwinkler F. & Horak E. (1979) Stephanosporaceae – eine neue Familie der Basidiomycetes mit aphyllophoralen und gastroiden Fruchtkörpern. *Pl. Syst. Evol.* **131** (1/2): 157-164.

Oertel B. & Fuchs H.G. (2001) Pilzfloristische Beobachtungen auf Magerwiesen und Halbtrockenrasen im linksrheinischen Mittelgebirge : Clavariaceen sowie weitere bemerkenswerte Asco- und Basidiomyceten. *Z. Mykol.* **67** (2): 179-212.

Pegler D.N. & Young T.W.K. (1979) The gasteroid Russulales. *Trans. Brit. mycol. Soc.* **72** (3): 353-388.

Pilát A. (1938) *Lindtneria* g. n., a new genus of the Phyllacteriaceae with polyporoid hymenophor. *Stud. bot. Cechoslov.* **1** (2): 71-73 + t. IV.

Pilát A. (1960) Tři vzácné druhy hub nalezené v Československu. *Česká Mykol.* **14** (1): 32-40.

Rauschert S. (1987) Nomenklatorische Studien bei Höheren Pilze, IV - Nichtblätterpilze

(Aphyllophorales) mit Ausschluß der Porlinge. *Feddes Repert.* **98** (11/12): 657-664.

Rauschert S. (1988) Neue Namenskombinationen bei Höheren Pilzen. *Haussknechtia* **4**: 51-55.

Reid D.A. ("1975", publ. 1976) A new species of *Lindtneria* (Basidiomycetes) from West Africa. *Kew Bull.* **30** (4): 597-600.

Reid D.A. (1983) A subterranean collection of *Lindtneria trachyspora*. *Bull. Br. mycol. Soc.* **17** (1): 61-63.

Richter K., Richter T. & Schwik J. (1996) Ein Beitrag zur Kenntnis der Pilze des "Mirower Holm". *Z. Mykol.* **62** (2): 219-230.

Rinaldi A.C., Comandini O. & Kuyper T.W. (2008) Ectomycorrhizal fungal diversity : separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* **33**: 1-45.

Roberts P. (1995) New British Records, 120 – *Lindtneria panphyliensis*. *Mycologist* **9** (2): 52.

Robinson K. (1995) Some resupinate fungi from Hertfordshire. *Mycologist* **9** (3): 135-137.

Rogers D.P. (1943) The genus *Pellicularia* (Thelephoraceae). *Farlowia* **1** (1): 95-118.

Ryvarden L. & Gilbertson R.L. (1993) European polypores, 1 – *Abortiporus* - *Lindtneria*. *Syn. fungorum* **6**: 387 p. Fungiflora, Oslo.

Ryvarden L., Stokland J. & Larsson K.-H. (2003) A critical checklist of corticioid and poroid fungi of Norway. *Synopsis Fungorum* **17**: 1-109.

Schäffner (2002) Das bemerkenswerte Sporen-Foto. *Tintling* **7** (1): 33-34.

Spirin W.A. & Zmitrovich I.V. (2007) Notes on some rarre polypores, found in Russia, 3 – Genera Anomoloma, Hyphodontia, Lindtneria, and Sistotrema. *Karstenia* **47** (2): 55-59.

Svrček M. (1960) Tomentelloideae Čechoslovakiae. Genera resupinata familiae Thelephoraceae s. str. *Sydowia* **14**: 170-245.

Tedersoo L., May T.W. & Smith M.E. (2010) Ectomycorrhizal lifestyle in fungi : global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineage. *Mycorrhiza* **20** (4): 217-263.

Telleria M.T. (1990) Annotated list of the Corticiaceae, sensu lato (Aphyllophorales, Basidiomycotina), for Peninsular Spain and Balearic Islands. *Biblioth. mycol.* **135**: 1-152.

Trichies G. (1996) Macromycètes remarquables ou nouveaux du Nord-ouest mosellan (3e contribution – Aphyllophoromycetidae, suite). *Doc. mycol.* **26** (n° 102): 31-57 + pl. 2C.

Trichies G. (1999) À propos des *Lindtneria* européens à spores fusiformes-ellipsoïdales. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **115** (1): 65-78.

Wakefield E.M. (1952) New or rare British Hymenomycetes (Aphyllophorales). *Trans. Brit. mycol. Soc.* **35** (1): 34-65.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 39 (2013)

Aperçu morphologique des Russulales « sans lames »

Bernard Duhem

Museum national d'histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris, France
duhem@mnhn.fr

Résumé. – Au sein de l'ensemble dénommé « Russuloïd clade » se côtoient des champignons dont l'éventail morphologique du basidiome est important, depuis des formes strictement étalées, étalées-réfléchies, polyporoïdes, érigées et clavarioïdes, à celles stipitées lamellées ou non. A l'aide d'exemples précis, choisis parmi toutes ces expressions du basidiome, nous analysons et évaluons les caractères microscopiques qui leurs sont apparentés.

Abstract. — Morphological overview of the Russulales "without gills". The group called "Russuloïd clade" gathers mushrooms with very different basidiome morphology, from strictly resupinate to effuse-reflexed, polyporoid, erected and clavarioid, to stipitate with or without gills. Using specific examples, chosen from all these basidiome forms, we analyse and evaluate the microscopic characters related with that group. [Translated by the editor]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 40-48 (2013)

Russules rares ou peu connues

René Chalange

45 rue du docteur Calmette, F-91170 Viry-Châtillon, France
rene.chalange@free.fr

Summary. – Rare or poorly known russulas. The author is mainly a field mycologist. His intention is to present some less frequent species of *Russula* and to give information on each of them, chiefly as personal comments on how to recognize them and to separate them from the closest species. Some words are given on the gaïac reactions the author is testing on the stem and the gills, since many years. Such reactions make many identifications possible in the field and, sometimes, allow to suppress a doubt between two close species.

Résumé. – L'auteur étant avant tout un mycologue de terrain, son propos est de montrer quelques russules peu communes, en donnant des informations sur chacune d'elles et surtout des commentaires personnels sur la manière de les reconnaître et de les séparer des espèces proches. Il parle succinctement des réactions au gaïac qu'il fait sur le pied et sur les lames des russules depuis des années, ceci permettant d'en déterminer de nombreuses sur le terrain et parfois de lever un doute entre deux espèces proches.

Key words. – *Russula*, descriptions, France

INTRODUCTION

Une quinzaine d'espèces de russules sont présentées ci-dessous, d'après des observations réalisées en France et en Belgique. Les caractères distinctifs et notamment les réactions au gaïac sont cités.

DESCRIPTIONS

***R. flavispora* Romagnesi** (fig. 1) – Cette espèce est facile à reconnaître même si on ne l'a jamais vue. De dessus, elle ressemble parfaitement à une *R. chloroïdes* (Krombholz) Bresadola et donc, on n'a pas forcément envie de la ramasser. Il faut avoir la chance, comme ce fut le cas pendant les Journées mycologiques d'été de Neufchâteau en 2008, au Bois Banal de Wavreille, de ne pas trouver beaucoup de champignons et de ne rien négliger pour se trouver avec cette russule en main… Une seconde récolte a été effectuée en forêt de Retz, dans l'Aisne. Elle est d'une âcreté rare, rivalisant certainement avec *R. badia* Quélet. C'est la seule *Compactae* à sporée jaune.

***R. ochrospora* (Nicolaj) Quadraccia** (fig. 2) Cette *Griseinae* peut être énorme ; nous avons trouvé en région parisienne, dans l'Essonne, un sujet dont le stipe mesurait 5 cm de diamètre et le chapeau 18 cm. Ses couleurs vont du violet au gris, de l'ocre à l'olivâtre, un peu comme *R. cyanoxantha* (Schaeffer) Fries. On est surpris en la récoltant de voir la couleur de ses lames, dévoilant une sporée ocre, la plus foncée du groupe. Au microscope, la spore est la plus grosse et la plus réticulée de la section. Elle semble avoir des exigences écologiques particulières car nous l'avons trouvée en bord de route, dans l'herbe, près de tilleuls et elle est signalée dans les parcs ou jardins en Italie.

C'est une espèce thermophile que nous avons trouvée par température supérieure à 30°. Plus répandue en Italie et en Espagne, elle n'est recensée que dans quatre départements en France, dont deux sont méditerranéens.

***R. pseudoraoultii* Ayel & Bidaud** (fig. 3) – Cette espèce, de création récente (1996), est rare et très localisée, même si elle peut être abondante dans ses stations, comme nous avons pu le constater plusieurs fois dans l'est du Massif Central. Elle se classe dans les *Citrinae*, au plus près des *Emeticinae*. Elle ressemble macroscopiquement à *R. raoultii* Quélet, espèce des feuillus, par ses dimensions, sa couleur et son âcreté, mais s'en éloigne par sa microscopie (ses poils ne sont pas effilés et ses spores ne sont pas réticulées) et son biotope sur sol acide et humide, dans les sapinières, à la limite des sphaignes. Cette espèce ne semble pas signalée en Italie.

***R. poikilochroa* Sarnari** (fig. 4) – Nous nous sommes souvent étonné que cette russule classée dans les *Atropurpurinae* soit si peu citée, et en particulier que Romagnesi ne l'ait pas repérée en Île-de-France où nous l'avons récoltée plusieurs fois et vue par exemple deux fois en août 2010. Incontestablement, certaines peuvent ressembler à *R. atropurpurea* (Krombholz) Britzelmayr, mais lorsque le jaune, le vert et le rouge se retrouvent sur un même chapeau, il est clair que nous sommes en présence d'un autre taxon ; et que dire de la forme *heliochroma* (R. Heim) Sarnari qui est d'un jaune très vif et ne peut être confondue avec *R. atropurpurea* f. *dissidens* Zvara. Les deux espèces ont la même odeur de pomme, et la réaction au gaïac ne permet pas vraiment de les séparer, mais *poikilochroa* est nettement moins âcre qu'*atropurpurea*. La spore permet une rapide confirmation de la détermination car elle est elliptique chez *atropurpurea* et globuleuse chez l'espèce de Sarnari.

***R. innocua* Singer** (fig. 5) – D'un joli vert, mais souvent plus clair, cette petite russule des feuillus a une odeur très perceptible de pélargonium. On pense alors à une forme de *R. pelargonia* Niolle car, comme elle, son pied grisonne, mais on est vite surpris par la saveur presque douce de sa chair. A défaut de réaction discriminante au gaïac, on remarquera que ses lames sont peu serrées. La spore crème de cette *Violaceinae* est caractéristique car elle est globuleuse et très épineuse.

***R. lilacinocremea* Romagnesi ex Bidaud, Moënne-Locc. & Reumaux** (fig. 6) – Romagnesi (1967) a classé cette très belle russule dans les *Puellarinae*. Ses dermatocystides non cloisonnées et le faible jaunissement de sa chair rendent son classement très problématique. Elle est assez proche de *R. lilacinicolor* J. Blum, qui est une forme de *R. odorata* Romagnesi et qui possède donc une odeur fruitée évidente, qu'elle n'a pas. Il semble qu'elle n'ait pas été signalée en Italie, même si on aurait pu penser que la *Russula nuragica* Sarnari s'en rapprochait beaucoup, mais la grosse spore de cette dernière permet de dire que les deux espèces sont bien différentes. Néanmoins sa petite taille, sa chair douce, ses couleurs de chapeau violeté ou rose tendre et parfois crème au centre, ainsi que sa sporée jaune clair suffisent pour déterminer cette rare espèce.

***R. arpalices* Sarnari** (fig. 7) – Alors que son auteur classe cette espèce dans les *Rhodellinae*, nous pensons qu'elle pourrait aussi bien être dans les *Odoratinae*. En effet le jaunissement du pied montre qu'elle est proche des *Puellarinae*, et nous avons toujours perçu une odeur fruitée assez nette. Nous l'avons trouvée sous *Populus tremula* L. en région parisienne pendant plusieurs années et avons découvert une nouvelle station, en bordure de rivière, sous *Populus alba* L., à côté de *R. clariana* Heim ex Kuyper & Vuure. Elle semble donc bien liée aux peupliers, comme le signale Sarnari (2005). Sa sporée ocre foncé à jaune clair, sa couleur rouge ou rosée, son stipe souvent taché de jaune dans sa partie médiane et son habitat sont les caractères distinctifs de l'espèce. Elle est décrite plus en détail dans un autre article du présent volume.

***R. suberetorum* Dagron** (fig. 8) – La photo présentée a été prise dans le parc du Croisic en Vendée, sous chênes verts, où Christian Dagron l'avait récoltée. L'espèce qui ressemble à une grosse *R. odorata* Romagnesi se classe dans les *Odoratinae* car son odeur est fruitée et elle peut être très jaunissante. Son chapeau prend des teintes très variées dans les violets, olivâtres ou ocre (dans la variété *leonina* Dagron). Elle se rencontre essentiellement sur le littoral atlantique, dans les parcs et jardins et

toujours sous chênes verts ou chênes-lièges. Ses dermatocystides présentent de nombreuses cloisons très rapprochées.

***R. convivialis* Sarnari** (fig. 9) – Cette petite russule douce n'est pas aisée à déterminer sur le terrain et on peut la confondre avec *R. odorata* Romagnesi, qui est cependant plus odorante et à sporée plus foncée. Les couleurs de son chapeau évoluent de brun violet à ocre rosé avec des décolorations fréquentes et le disque est souvent plus foncé. Sa sporée est jaune clair et l'espèce se classe dans les *Rhodellinae*. Elle semble préférer les milieux thermophiles ; c'est le cas de notre récolte faite sous chênes pédonculés en bordure sud d'un bois, sur terrain argilo-calcaire. Au microscope, la cuticule est troublante par sa complexité puisque l'on peut trouver des poils longs ou courts, obtus ou effilés ; de même les dermatocystides sont cloisonnées ou non. Il n'est pas impossible que plusieurs taxons gravitent autour de cette espèce, mais ne sont pas faciles à cerner.

***R. impolita* (Romagnesi) Bon** (fig. 10) – Cette russule avait été nommée par Romagnesi (1967) en variété de *R. font-queri* Singer mais l'auteur reconnaissait déjà que les différences étaient nombreuses et que le taxon méritait sans doute un rang spécifique. En effet, cette petite espèce pousse sous feuillus mêlés, sans bouleaux, dans les bois frais et humides ; ses couleurs évoluent dans les rouges orangés ou brunâtres, sa saveur est douce et son odeur fruitée. Elle se classe sans restriction dans les *Rhodellinae*, par sa couleur, avec une sporée jaune clair, un jaunissement peu marqué, des spores épineuses et globuleuses, des dermatocystides pluricloisonnées. Elle se distingue de *R. convivialis* Sarnari, qui préfère des endroits plus secs et qui jaunit plus nettement ; de plus la spore de cette dernière montre quelques crêtes.

***R. zonatula* Ebbesen-Schaeffer** (fig. 11) Cette russule moyenne peu connue se rencontre dans la hêtraie. Elle se caractérise par ses couleurs piléiques roses, mêlées de fauve, sa saveur douce un peu piquante dans les lames, son stipe faiblement jaunissant, sa sporée ocre. Sa spore est épineuse et ses dermatocystides sont cloisonnées. Elle se classe dans les *Rhodellinae* et Sarnari (2005) la synonymise même avec *R. rhodella* Gilbert, dont elle possède la plupart des caractères. Pour notre détermination, nous avons suivi Romagnesi (1967) qui montre des spores différentes avec des verrues « courtement coniques » et peu denses chez *zonatula*, ainsi que des colorations moins rouges que chez *rhodella*.

***R. roseoaurantia* Sarnari** (fig. 12) – Cette *Lilaceinae* rare se rencontre sous hêtres généralement et nous l'avons vue en 2009 en Belgique sur une station découverte par Serge Prévost. Elle est douce à sporée blanche et son chapeau est rose orangé, souvent très pâle. Elle réagit fortement et rapidement au gaïac sur les lames et sur le pied. Sur le terrain, on pourrait la confondre avec *R. zvarae* Velenovsky, mais cette dernière a un pied taché de rose et sa réaction au gaïac est nulle partout. On pourrait également croire à une *R. lilacea* Quélet pâle, mais cette dernière donne une réaction bleue sur les lames et nulle sur le pied.

***R. blumiana* Bon** (fig. 13) – C'est la *R. formosa* de Blum. Cette espèce montre de magnifiques couleurs. D'abord complètement blanc crème, elle prend ensuite des tons jaunes à saumon, puis orangés. A la différence de Marcel Bon (1988), qui la range dans les *Rubrinae* parce qu'il a trouvé de rares incrustations, nous classons cette espèce dans les *Maculatinae*, bien que l'on ne puisse pas exclure la présence de fines incrustations sur un nombre très restreint de dermatocystides, comme nous l'avons vérifié récemment, sur le frais, lors d'une récolte le 16 août 2010. Sa saveur est âcre et l'odeur rappelle *R. maculata* Quélet & Roze. Elle a une sporée jaune clair et nous l'avons toujours récoltée dans des lieux exondés (mare ou fossé asséchés) ; ces caractères permettent, sur le terrain, de déterminer cette russule peu répandue.

***R. vinosopurpurea* J. Schaeffer** (fig. 14) Cette espèce de dimensions moyennes semble peu courante. Nous l'avons récoltée en 2009 et 2010 sur la même station en Île-de-France, en terrain argilo-calcaire sous chênes. Ses couleurs rougeâtres, ochracées à dorées au disque, sa cuticule brillante, son âcreté, son pied jaunissant à la base, sa réaction assez forte au gaïac ne suffisent généralement pas pour la déterminer sur le terrain ; on pourrait penser à *R. decipiens* (Singer) Svrček, mais son pied tend à grisonner. Tout au plus, la couleur des lames présentant des tons orangés nets semble être un caractère intéressant pour cette *Maculatinae*.

La microscopie montre des spores épineuses mais les épines sont moins longues que chez *R. cuprea* Krombholz.

***R. luteoviridans* Chodat & Martin (ss. Blum)** (fig. 15) – On est rapidement indécis en découvrant cette russule plutôt massive, dont le pied atteignait 3 cm de diamètre sur un exemplaire de notre récolte, et en la goûtant car cette espèce semble douce au premier abord. En fait, elle est légèrement âcre, très tardivement. Ses couleurs sont jaunes avec des touches de verdâtre au centre. La microscopie est aussi troublante et peut faire penser à une *Cupreinae*, proche de *R. urens* Romell car on trouve des éléments diverticulés dans la cuticule et la spore présente des épines isolées (même si celles-ci sont plus courtes que chez *R. urens* et avec de très fins connectifs). La spore est cependant plus claire (IVc du code Romagnesi) et la présence d'incrustations fines la classe dans les *Integroidinae*. La réaction au gaïac est forte et rapide sur les lames et sur le pied. Notre récolte, faite dans le Massif Central en 2009, correspond en tous points à la description faite par Blum (1962) et reprise par Romagnesi (1967).

BIBLIOGRAPHIE

Blum J. (1962) Les Russules. *Encyclopédie mycologique* **32**: 228 p. Éd. P. Lechevalier, Paris.

Bon M. (1988) Clé monographique des russules d'Europe. *Doc. mycol.* **18** (n° 70/71) : 1-120.

Romagnesi H. (1967) Les russules d'Europe et d'Afrique du nord. Éd. Bordas, Paris, 998 p.

Sarnari M. (2005) Monografia illustrata del Genera *Russula* in Europa, Tome II. Centro studi micologici, Ed. Associazione micologica Bresadola, Trento, 769 p.

Figure 1 – *Russula flavispora*, Retz (Aisne), 15 août 2005.

Figure 2 – *Russula ochrospora*, Mondeville (Essonne), 9 août 2006

Figure 3 – *Russula pseudoraoultii*, La Chaise Dieu, Lamandie (Haute-Loire) 18 septembre 2008

Figure 4 – *Russula poikilochroa*, Villefermoy (Seine-et-Marne), les Huit Routes, 15 août 2009.

Figure 5 – *Russula innocua*, Bellême (Orne), 2 octobre 2009.

Figure 6 – *Russula lilacinocremea*, Villefermoy (Seine-et-Marne), Ru Guérin, 25 août 2010.

Figure 7 – *Russula arpalices*, Villefermoy (Seine-et-Marne), les Huit Routes, 4 septembre 2010.

Figure 8 – *Russula suberetorum*, Le Croisic, parc Pen Avel (Loire-Atlantique), 6 novembre 2009

Figure 9 – *Russula convivialis*, Rougeau (Essonne), 6 septembre 2007

Figure 10 – *Russula impolita*, Tigery (Essonne), 6 août 2006.

Figure 11 – *Russula zonatula*, Retz (Aisne), 5 août 2006.

Figure 12 – *Russula roseoaurantia*, Rossignol (Belgique), cimetière militaire, 25 août 2009.

Figure 13 – *Russula blumiana*, Les Bordes (Seine-et-Marne), 20 juillet 2005

Figure 14 – *Russula vinosopurpurea*, Villefermoy (Seine-et-Marne), Les Huit-Routes, 11 juillet 2009

Figure 15 – *Russula luteoviridans*, Lozère, 25 septembre 2009

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 49-59 (2013)

A revision of *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales) in Europe

Jorinde Nuytinck[1]* & Annemieke Verbeken[2]

[1] Naturalis Biodiversity Center, Section National Herbarium of the Netherlands, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands
[2] Ghent University, Department of Biology, Research Group Mycology, K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Ghent, Belgium
* Corresponding author: Jorinde.Nuytinck@naturalis.nl

Abstract. – Based on a detailed review of *Lactarius* sect. *Deliciosi* using morphological and molecular techniques, the ten European species currently included in the section are discussed: *L. deliciosus*, *L. quieticolor*, *L. deterrimus*, *L. fennoscandicus*, *L. salmonicolor*, *L. semisanguifluus*, *L. sanguifluus*, *L. vinosus*, *L. cyanopus* and *L. porninsis*. Nomenclatural and taxonomic synonyms are listed, information on the type specimens is included where available, important morphological features are mentioned and the taxonomy of the species is discussed.

Résumé. – Une révision de *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales) en Europe. Sur la base d'une révision détaillée de *Lactarius* sect. *Deliciosi*, utilisant des techniques morphologiques et moléculaires, les dix espèces européennes actuellement incluses dans la section sont commentées : *L. deliciosus*, *L. quieticolor*, *L. deterrimus*, *L. fennoscandicus*, *L. salmonicolor*, *L. semisanguifluus*, *L. sanguifluus*, *L. vinosus*, *L. cyanopus* et *L. porninsis*. Les synonymes nomenclaturaux et taxonomiques sont cités, l'information sur les spécimens types est incluse lorsqu'elle est disponible, les caractères morphologiques importants sont mentionnés et la taxonomie de l'espèce est discutée.

Key words. – *Deliciosi*, *Dapetes*, Europe, morphology, taxonomy, nomenclature, *Lactarius deliciosus*

INTRODUCTION

Most representatives of *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Fr.: Fr.) Redeuilh, Verbeken & Walleyn can easily be recognised from other *Lactarius* species by their bright orange to red coloured latex and general appearance and their characteristic green discolouration. The basidiocarps often have a distinctly zonate pileus and scrobiculate stipe. The colour change of the latex and the host tree species are key characters for identification of the species.

All European members of *Lactarius* sect. *Deliciosi* form ectomycorrhiza with coniferous trees and exhibit a remarkable host specificity. For elaborate morphological species descriptions we refer to Heilmann-Clausen et al. (1998), Basso (1999a) and Nuytinck & Verbeken (2005). *Lactarius* sect. *Dapetes* (Fr. ex J. Kickx f.) Burl. is a synonym of *Lactarius* sect. *Deliciosi*, a name recently rectified by Redeuilh et al. (2001).

Until 1950, only two species were commonly recognised in this striking group: *Lactarius deliciosus* with orange milk and *L. sanguifluus* with red milk. With the publications by Heim & Leclair (1950), Heim (1953), Romagnesi (1958) and Gröger (1968) a better understanding of the section was created, resulting in the description of more species. And

although 41 species, variety and form names have been published in this section between 1753 and now from Europe, only seven species are commonly and currently recognised by most authors (Basso 1999a, Bon 1980, Courtecuisse & Duhem 1994, Heilmann-Clausen et al. 1998). These are *L. deliciosus* (L.: Fr.) Gray, *L. sanguifluus* (Paulet) Fr., *L. salmonicolor* R. Heim & Leclair, *L. semisanguifluus* R. Heim & Leclair, *L. quieticolor* Romagn., *L. deterrimus* Gröger and *L. vinosus* (Quélet→) Bataille.

For this paper, we summarise the results that are presented in detail in Nuytinck & Verbeken (2005) and Nuytinck & Verbeken (2007). The ten European species currently included in *L.* sect. *Deliciosi* are discussed. Apart from the above mentioned seven species, this overview includes a discussion on *L. fennoscandicus* Verbeken & Vesterh., *L. cyanopus* Basso and *L. porninsis* Rolland. We refer to Nuytinck & Verbeken (2005) for details on materials, methods and morphological descriptions (including drawings of the microscopic features).

RESULTS AND DISCUSSION

***Lactarius deliciosus* (L.: Fr.) Gray, Nat. Arr. Brit. Pl. 1: 624 (1821).**

≡ ***Agaricus deliciosus*** L., Species Pl.: 1172 (1753) (basionym).

= ***Lactaria lateritia*** Pers., Tent. Disp. Method. Fung.: 64 (1797).

= ***L. deliciosus*** var. ***lamelliporus*** (Barla) Sacc., *Sylloge Fungorum* **5**: 438 (1887).

≡ ***Agaricus deliciosus*** var. ***lamelliporus*** Barla, Champ. Prov. Nice: 35 (1859).

= ***L. deliciosus*** var. ***pini*** Vassilkov, [Edible and poisonous fungi of central parts Europ. distr. U.S.S.R.]: 60 (1948), nom. inval., nom. nud.

= ***L. pinicola*** Smotl. ex Z. Schaef., *Schweiz. Z. Pilzk.* **48**: 141 (1970).

≡ ***L. deliciosus*** var. ***pinicola*** Smotl., Atlas hub jedlých a nejedlých [Atlas of edible and inedible fungi]: 219 (1947), nom. inval., nom. nud.

= ***L. deliciosus*** f. ***rubescens*** J.A. Schmitt, *Z. Pilzk.* **39**: 238 (1974).

= ***L. deliciosus*** var. ***lateritius*** J. Blum ex J. Blum, Lactaires: 216 (1976).

• Excluded: ***L. deliciosus*** ss. Lange (1940) and many earlier authors from central and eastern Europe (= *L. deterrimus*).

• Type: not selected, described from southern Sweden.

Several features are characteristic for *L. deliciosus:* the orange cap with the whitish zonate aspect, the scrobiculate, pale orange stipe, the bright orange latex remaining orange on the context for 30 min. and often longer before turning wine-red, the typically large dimensions of the cap combined with a short and chunky stipe, and the association with *Pinus*. The green discolouration is never very strong. Not all specimens have the combination of all of these features! Different weather and growing conditions make the appearance of the pileus very variable. The spores are ornamented with rather thick ridges compared to most other species; this subtle difference is best observed by comparison with reference specimens.

In his detailed study of specific guaiane sesquiterpenes colouring the latex in *Lactarius* sect. *Deliciosi*, Schmitt (1974) describes *L. deliciosus* f. *rubescens*. This form has reddening latex (after about one hour) while in the forma typica the latex is supposed to stay orange. Most authors describe *L. deliciosus* with unchanging, orange milk, fading after some time and eventually becoming greenish (Neuhoff 1956, Romagnesi 1958, Bon 1980). However, we observed a very slow colour change from orange to red in most *L. deliciosus* specimens. Basso (1999a) confirms this observation. Therefore, we do not consider *L. deliciosus* f. *rubescens* to have any taxonomical significance.

Some uncertainty exists about what Linnaeus (1753) and Fries (1821) actually meant by *L. deliciosus*. Both *L. deliciosus* and *L. deterrimus* are common in the Swedish forests, where *Pinus* and *Picea* often occur mixed. According to Schaefer (1970), *L. deliciosus* sensu Linnaeus and Fries is what we currently call *L. deterrimus* and he renamed the *Pinus* associated species *L. pinicola* Smotl. ex Z. Schaef. One of his main arguments was that Fries' expression "in pinetis" means growing under coniferous trees in general and he was strengthened in his opinion after studying table 6 in Fries (1861): the plate shows without doubt the *Picea* associated species. It seems very likely to us however, that *L. deliciosus* and *L. deterrimus* have not been considered to be separate species for a long time. According to Basso (1999a), Fries (1821 and later) refers to sev-

eral other plates in his work that do represent the typical *L. deliciosus* (e.g. Schaeffer 1762-1774, Barla 1859, Krombholz 1831-1846). The plate of *L. deliciosus* that was painted in 1851 under the supervision of Fries also depicts *L. deliciosus* (plate number S0691, ÄG 06, by E. Pettersson, after Strid 1994). There is a general consensus now to use the name *L. deliciosus* for the *Pinus* associated species. Designation of a neotype from the region where it was originally described will definitively settle this discussion.

Blum (1976) described *L. deliciosus* var. *lateritius*, with a brownish orange cap and clear greyish brown zonations, strongly resembling some *L. zonarius* or *L. torminosus* collections. This name is currently not widely used. No collection is available from PC with collection number 62.2 (number indicated by Blum as the type collection). Two of Blum's collections (PC 1644 & PC 1653), labelled as *L. deliciosus* var. *lateritius*, were examined instead. Microscopically they are identical to *L. deliciosus* and the synonymy of *L. deliciosus* var. *lateritius* as also proposed by Basso (1999a) is accepted here.

***Lactarius quieticolor* Romagn., *Rev. Mycol.* 23: 280 (1958).**

L. deliciosus var. ***quieticolor*** (Romagn.) J. Blum, Lactaires: 203 (1976), nom. inval.

L. deliciosus var. ***quieticolor*** (Romagn.) Krieglst., *Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleuropas* 7: 68 (1991), nom. inval.

L. hemicyaneus Romagn., *Rev. Mycol.* **23**: 280 (1958).

L. deliciosus var. ***hemicyaneus*** (Romagn.) Krieglst., *Beitr. Kenntn. Pilze Mitteleuropas* 7: 61 (1991), nom. inval.

L. quieticolor var. ***hemicyaneus*** (Romagn.) Basso, *Lactarius* Pers. *Fungi Europaei* 7: 275 (1999).

L. deliciosus var. ***indigoides*** Kavina, nom. inval., unpublished herbarium name (PR), cited in Schaefer Z., *Schweiz. Z. Pilzk.* **48** (9): 139 (1970).

L. quieticolor f. ***semisanguinascens*** Bon, *Rev. Mycol.* **38**: 202 (1975); as '*f. **sanguinascens***' in Bon (1980).

L. pinastri Romagn., *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **96**: 308 (1980).

• Misapplication: ***L. sanguineovirescens*** ss. Melis et al. (1999).

• Holotype: Romagnesi 13.X.1957 (PC!), France: Seine-et-Oise, forêt de Rambouillet.

L. quieticolor has a highly variable pileus colour: from greyish and brownish orange to brick, sometimes reminding *L. quietus*, hence the name, but often with green tones. The latex typically changes from orange to wine red in about 20 min. This species prefers acid, often sandy soils and grows with *Pinus*. Microscopically, the species is (easily) recognisable because of the coarsely ornamented spores. The abundance of macrocystida is less reliable because highly variable.

Confusion with *L. deliciosus* may arise when pale orange forms of *L. quieticolor* are found. In these cases, examining the spore ornamentation is needed for exact identification.

Bon (1975) described *L. quieticolor* f. *semisanguinascens*, a form with orange latex changing to vinaceous red in 15 min. Although *L. quieticolor* was originally described having unchanging orange latex (Romagnesi 1958), personal observations show that most *L. quieticolor* basidiocarps have latex changing colour rather quickly (see also Reil 1992), some have slowly changing latex (after about 1 hour), but they always end up with wine-red latex.

L. quieticolor shows a remarkable variability in pileus colour. This can even be observed within one and the same mycelium. For this reason, we are not in favour of subdividing *L. quieticolor* in varieties and forms.

Verbeken & Vesterholt (1998) synonymise *L. hemicyaneus* with *L. quieticolor*. Both taxa have identical microscopic features and the only macroscopic difference, the bright blue zone underneath the pileipellis in *L. hemicyaneus*, is shown to be very variable within one collection of basidiocarps, occurring more often in young specimens. This is also reported by Krieglsteiner (1991) who observed *L. hemicyaneus* basidiocarps of the same mycelium for several successive years and saw the blue zone becoming weaker as the mycelium aged, and finally disappearing. We included specimens with a very clear blue to bluish green zone in our phylogenetic analyses. They do not form a separate clade in our trees (Nuytinck & Verbeken 2007). It is commonly observed that specimens with a very dark coloured pileipellis have a clear bluish green zone underneath the pileipellis.

The type specimen of *L. pinastri* was carefully checked; no microscopic differences were found with *L. quieticolor*. The spores are ornamented with heavy ridges, forming an almost complete, dense reticulum with warts up to 0.8-1.0 mm high. Macrocystidia are scarce to very scarce, on the edge as well as the face of the lamellae. It is synonymised with *L. quieticolor* (see also Heilmann-Clausen et al. 1998).

***Lactarius deterrimus* Gröger, *Westfäl. Pilzbriefe* 7: 10 (1968).**

≡ ***L. deliciosus*** var. ***deterrimus*** (Gröger) Hesler & A.H. Sm., N. Amer. Species *Lactarius*: 94 (1979).

= ***L. deliciosus*** var. ***piceus*** Smotl., Atlas hub jedlých a nejedlých [Atlas of edible and inedible fungi]: 218 (1947), nom. inval., nom. nud.

= ***L. deliciosus*** var. ***piceae*** Vassilkov, [Edible and poisonous fungi of central parts Europ. distr. U.S.S.R.]: 60 (1948), nom. inval., nom. nud.

• Misapplications: ***L. deliciosus*** ss. Lange (1940) and many earlier authors from central and eastern Europe (see below).

L. semisanguifluus ss. Neuhoff (1956).

• Holotype: DR (requested information on type number not received from DR), described from Germany: Krahnberg, near Gotha.

L. deterrimus is associated with *Picea*, it has a characteristic bright orange stipe without scrobicules, with a white zone at the top. The pileus is orange with green and not to slightly zonate; the bright orange latex generally turns red in 15-20 min. The epithet 'deterrimus' means 'the worst' and this name was chosen by Gröger (1968) because of the bitter taste. In some regions however this species (or actually a mix of any *Lactarius* sect. *Deliciosi* species) is very popular for consumption.

Although this common taxon was only given a species rank in 1968, it was recognised as a distinct variety from *L. deliciosus* before (Vassilkov 1948 as *L. deliciosus* var. *piceae*, Smotlacha 1947 and Romagnesi 1958 as *L. deliciosus* var. *piceus*, see also under *L. deliciosus*). *L. deterrimus* is more common than *L. deliciosus* in large parts of central and eastern Europe (Gröger 1968, Schaefer 1970). This explains why *L. deterrimus* is most frequently depicted as *L. deliciosus* by eastern European authors from the first half of the 20th century (e.g. Britzelmayr 1885, Michael 1895-1905 and 1927, Gramberg 1921, Lange 1940, Smotlacha 1947, Pilát 1951, Pilát & Ušák 1951).

Neuhoff (1956) created confusion concerning the identities of *L. deterrimus* and *L. semisanguifluus*, by describing *L. deterrimus* as *L. semisanguifluus*.

Hesler & Smith (1979) consider the species as one of their numerous varieties of *L. deliciosus*. We have shown that this American taxon is not conspecific with the European one, and thus the name is misapplied in North-America (Nuytinck et al. 2007).

***Lactarius fennoscandicus* Verbeken & Vesterh., *Cryptog., Mycol.* 19: 87 (1998).**

• Misapplication: ***L. deterrimus*** p.p. ss. M. Korhonen, Suomen rouskut (1984), photos p. 108 and 109 (Sipoo 2758 and Vantaa 4882).

• Holotype: Verbeken 97-530 (GENT!), Sweden: Siljanfors.

L. fennoscandicus was described from Scandinavia as a close relative of *L. deterrimus* (Verbeken & Vesterholt 1998). It also forms ectomycorrhiza with *Picea*. *L. fennoscandicus* has a strongly zonate cap (containing lilac greyish hues mixed with brownish orange, and locally greenish) and bright orange milk, which is slowly reddening.

The spores are described as remarkably small: 7.5-8.0 × 6.0-6.5 mm in *L. fennoscandicus* versus 9.5 × 7.5 mm in *L. deterrimus* (Verbeken & Vesterholt 1998). Another indicated microscopic difference between these species is that cheilomacrocystidia almost completely lack in *L. fennoscandicus* while they are moderately abundant in *L. deterrimus* (Verbeken & Vesterholt 1998). These microscopic differences are not completely confirmed here. From our measurements the spore size does not seem to differ significantly (Nuytinck & Verbeken, 2005).

There is a general tendency for the cheilomacrocystidia to be more abundant in *L. deterrimus* than in *L. fennoscandicus*, but exceptions occur. 10 to 20% of the examined *L. fennoscandicus* collections have moderately to very abundant cheilomacrocystidia and 10% of the *L. deterrimus* collections have very scarce cheilomacrocystidia.

As noted by Verbeken & Vesterholt (1998), an enormous variety can be observed in the ap-

pearance of the species of *Lactarius* sect. *Deliciosi* growing with *Picea* in Scandinavia. Apparently, transitional forms between the typical *L. deterrimus* and *L. fennoscandicus* are often encountered. A hypothesis is that *L. deterrimus* and *L. fennoscandicus* are very young, recently evolved species or that the speciation event is actually still going on. A switch of host (here from *Pinus* to *Picea*) could have triggered the speciation process, similarly to what happened in *Leccinum* (den Bakker et al. 2004).

***Lactarius salmonicolor* R. Heim & Leclair, *Rev. Mycol.* 18: 221 (1953).**

≡ ***L. salmoneus*** R. Heim & Leclair, non Peck (1898), *Rev. Mycol.* 15: 79 (1950) (replaced synonym).

≡ ***L. subsalmoneus*** Pouzar, *Česká Mykol.* **8**: 44 (1954).

≡ ***L. deliciosus*** var. ***salmoneus*** (R. Heim & Leclair) Kühner & Romagn., Flore Analytique des Champignons Supérieurs: 474 (1953).

= ***L. salmonicolor*** f. ***brigantiacus*** L. Remy, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **80**: 487 (1965), nom. inval., nom. nud.

= ***L. deliciosus*** var. ***abietinus*** Smotl., Atlas hub jedlých a nejedlých [Atlas of edible and inedible fungi]: 219 (1947), nom. inval., nom. nud.

?= ***L. flammeolus*** (Pollini: Fr.) Fr., Epicr. Syst. Mycol.: 341 (1838).

≡ ***Agaricus flammeolus*** Pollini, *Giorn. Fis.* **9**: 34 (1816).

• Lectotype: no information available on the number of the type collection (PC), described from France: Bellême.

L. salmonicolor is a medium sized to very large species with a salmon orange coloured cap, typically completely lacking green tinges, often with a strikingly scrobiculate stem and orange milk turning red in ± 20-30 min. It is outstanding in the section because of its association with *Abies*. The wrong indication of *Picea* as host tree in the original description caused some initial confusion on the identification of *L. salmonicolor* (e.g. Bertault 1978).

Microscopically the abundant and emergent pleuromacrocystidia are striking. They were mentioned in the original description (Heim & Leclair 1950) and we observed them in all studied specimens. Nevertheless, caution is necessary when using macrocystidia for identification in *Lactarius* sect. *Deliciosi*. In Heilmann-Clausen et al. (1998) the abundant pleuromacrocystidia are not mentioned. The large spore size is another striking microscopic character. The high Q-value as indicated in the original description (Heim & Leclair 1950) refers only to a small portion of the spores (Neuhoff 1956, Heilmann-Clausen et al. 1998).

L. salmonicolor was first described as *L. salmoneus* (Heim & Leclair 1950) and subsequently renamed (Heim 1953) because the name *L. salmoneus* had already been used by Peck (1898) for a North-American species. Little time later Pouzar (1954) proposed the name *L. subsalmoneus* to replace *L. salmoneus*. The name *L. subsalmoneus,* although superfluous, has since then popped up several times. Schaefer (1970) even interpreted *L. subsalmoneus* and *L. salmonicolor* as two different species.

Agaricus flammeolus, described in 1816 by Pollini and combined in *Lactarius* by Fries (1838) is possibly a synonym of *L. salmonicolor* (fide Neuhoff 1956), but several key characters are lacking in the original description.

M. Contu collected deviating *L. salmonicolor* fruiting bodies under introduced *Abies cephalonica* trees in Sardinia. The spores are remarkably smaller than in the typical *L. salmonicolor* collections and the pleuromacrocystidia even more abundant, emergent and striking. Molecular analyses however, do not differentiate these collections from the other *L. salmonicolor* accessions (Nuytinck & Verbeken 2007).

L. laeticolor (S. Imai) Imazeki ex Hongo, described from Japan, is strikingly similar to *L. salmonicolor*. Based on this morphological resemblance, *L. laeticolor* has been proposed as a synonym of *L. salmonicolor* (Heilmann-Clausen et al. 1998, Eberhardt et al. 2000). Our molecular data however, reject this hypothesis; both species are closely related but do form separate clades (Nuytinck et al. 2007).

Similarly, several Mexican collections remind very strongly of *L. salmonicolor* but conspecificity has not been proven.

***Lactarius semisanguifluus* R. Heim & Leclair, *Rev. Mycol.* 15: 79 (1950).**

= ***L. sanguineovirescens*** Fillion, *Bull. trimestriel Féd. mycol. Dauphiné-Savoie* **29** (n°113): 21 (1989).

• Excluded: ***L. semisanguifluus*** ss. Neuhoff (1956) (= *L. deterrimus*).
• Lectotype: Heim 1949-610 (PC!), France: Bellême.

L. semisanguifluus is a small to medium-sized species, associated with *Pinus,* with bright orange latex turning wine red in 5 min. The pileus typically stains greenish, even in young basidiocarps. The spores in most studied collections are ornamented with a very incomplete reticulum, composed of isolated warts and some connective, fine ridges. Some variation in this pattern was observed however; some collections have spores with a more complete network or with slightly thicker ridges.

Neuhoff (1956), who misapplied *L. semisanguifluus* for *L. deterrimus* initially created confusion concerning the identities of both species. The mistake was adopted by several later authors (e.g. Favre 1960). Reil (1992) points out that the pileus never becomes deeply infundibuliform in *L. semisanguifluus* and that the context in the pileus margin is thicker and firmer than in *L. deterrimus*.

L. sanguineovirescens was described in 1989 from the Savoie in south-east France (Fillion 1989). It is characterised by its greyish pileus with pink and buff shades, contrasting bright orange lamellae, orange latex turning red in 5 minutes, a greenish blue zone underneath the pileipellis and a distinctly acrid taste after some chewing; it grows with *Pinus* on neutral to slightly acidic soil.

In Romagnesi's opinion (1990) *L. sanguineovirescens* might be conspecific with *L. pinastri*. After microscopic comparison of the type collections of both species, we conclude that this is not the case (see also under *L. quieticolor*). We sequenced collections identified as *L. sanguineovirescens* from near the type locality and, together with the results of the microscopic examination of the type material, we are convinced that *L. sanguineovirescens* is a synonym of *L. semisanguifluus* (Nuytinck & Verbeken 2005).

"*L. sanguineovirescens*" has been reported from one other locality (i.e. Sardinia, Melis et al. 1999). Examination of this material revealed that there are no microscopic differences with *L. quieticolor*. The picture in Melis et al. (1999) shows very dry basidiocarps (the pileipellis has become "metallic" and the lamellae show a strong discolouration to greenish blue). More material needs to be examined molecularly to come to sound conclusions.

***Lactarius sanguifluus* (Paulet) Fr., Epicr. Syst. mycol.: 341 (1838).**

≡ ***Hypophyllum sanguifluum*** Paulet, Traité des champignons: 2: pl. 81, fig. 3-5 (1793) (basionym).
= ***L. sanguifluus*** f. ***roseus*** Lalli & Pacioni, *Micol. Veg. medit.* **17** (2): 121-132 (2003).
• Lectotype: Traité des champignons: 2 (9th ed): plate 81, fig. 3-5! (Paulet 1811), depicted from France. Lalli et al. (2003) invalidly neotypified *L. sanguifluus* (AQ (92/15) (AQUI), Italy, L'Aquila, S. Guiuliano). Because the drawing by Paulet (1811) does not reflect the typical *L. sanguifluus* morphology, we designated collection AQ (92/15) (AQUI), as the epitype for *L. sanguifluus* (Nuytinck & Verbeken 2005).

L. sanguifluus is a medium-sized to rather large species, associated with *Pinus* and exuding vinaceous red latex when cut. Romagnesi (1958) remarks the accidental occurrence of spots of orange coloured milk at the base of the stipe. The pileus and stipe have a generally dull ochraceous orange appearance; the lamella colour is very characteristic pale vinaceous, clearly more reddish than in *L. deliciosus* but much paler than in the entirely vinaceous coloured *L. vinosus*. Microscopically, the rather small and mostly subglobose, quite heavily ornamented spores are characteristic. *L. sanguifluus* and *L. vinosus* are considered to be some of the most delicious edible species in the Mediterranean area.

L. sanguifluus and *L. vinosus* form two separate clades in the molecular phylogenetic analyses (Nuytinck & Verbeken 2003 & 2005). Maximum parsimony analysis of the ITS nrDNA shows that the two clades are not supported by very high bootstrap values, but a total evidence approach reveals much higher support values. We consider it justified to treat *L. sanguifluus* and *L. vinosus* as separate species as several ecological and macro- and microscopic features distinguish them (see under *L. vinosus*). Sister group to these two species is *L. semisanguifluus* with latex that turns from orange to red in just a few minutes.

Lalli et al. (2003) state that, due to the existence of multiple forms and intermediates

and due to the lack of clearly differentiating features, it can be very hard to distinguish species in the "*L. sanguifluus*-complex" (see discussion on nomenclature under *L. vinosus*). The appearance of the cap may indeed change quite drastically with age and even more with exposure to direct sunlight and drought. For this reason, Lalli et al. (2003) described two forms: *L. sanguifluus* f. *roseus* with a greyish-whitish discoloured cap and a general pinkish appearance and *L. sanguifluus* f. *vinosus* with a less clearly zonate cap without much green and a more lilac-pink sheen in the lamellae. The nominate form is stated to have ochre-orange lamellae with a salmon sheen (Lalli et al. 2003). We do not agree with this delimitation of forms as they are part of a continuous morphological variation.

***Lactarius vinosus* (Quél.→) Bataille, Fl. Monogr. Astérosporales: 28 (1908).**

- ***L. sanguifluus*** var. ***vinosus*** Quél., *Compt. Rend. Assoc. Franç. Avançem. Sci.* **9**: 668 ("1880", publ. 1881).
- ***L. sanguifluus*** f. ***vinosus*** (Quél.→Bataille) Lalli & Pacioni, *Micol. Veg. medit.* **17** (2): 121-132 (2003).
- ***Agaricus deliciosus*** var. ***violaceus*** Barla, Tableau comparatif des champignons comestibles et vénéneux de Nice tav. 4, fig. 24 (1855).
- ***L. sanguifluus*** var. ***violaceus*** (Barla) Basso, *Lactarius* Pers. *Fungi Europaei* 7: 308 (1999).

= ***L. rubrozonatus*** Lalli & Pacioni, *Micol. Veg. medit.* **17** (2): 121-132 (2003).

= ***L. rubrozonatus*** f. ***carneus*** Lalli & Pacioni, *Micol. Veg. medit.* **17** (2): 121-132 (2003).

?= ***L. deliciosus*** var. ***violascens*** Panizzi, *Comment. Soc. Crittog. Ital.* **1**: 174 (1862).

?= ***L. sanguifluus*** var. ***yvreus*** C. Martin, *Bull. Trav. Soc. Bot. Genève* **7**: 184 (1894).

? = ***L. haemorrheus*** Lowe, *Grevillea* **16**: 121 (1888).

• Lectotype: Tableau comparatif des champignons comestibles et vénéneux de Nice: tav. 4, fig. 24! (Barla 1855), depicted from France, around Nice (designated in Nuytinck & Verbeken 2005).

L. vinosus has a striking violet-red to deep vinaceous red overall tinge. The cap is generally zonate, the tapering stipe is strongly pruinose and mostly scrobiculate. There is a strong tendency to discolouring greenish after bruising or picking of the fruiting bodies. The latex is vinaceous red from the beginning.

L. vinosus and *L. sanguifluus* are very close relatives (Nuytinck & Verbeken 2003, 2007) but there are some striking differences between the typical representatives of both. Macroscopically the colour of the cap, stipe and lamellae is more vinaceous red in *L. vinosus*, which is almost completely lacking orange tinges. This is in accordance with the oldest descriptions of *L. vinosus* (Barla 1859, Quélet 1881) and contradicts the opinion of Marxmüller & Romagnesi (1991). Possibly their concept of *L. vinosus* refers to a pale form of *L. sanguifluus*, but we had none of their collections available to check this. The stipe is more distinctly tapering downwards in *L. vinosus* and the latex colours the context of the cap more intensely and completely. Microscopically, the reticulum on the spores of *L. vinosus* is less complete and less dense than in *L. sanguifluus*. In *L. sanguifluus* the ridges are more regular and evenly thick, while in *L. vinosus* they are locally thinner. Discoloured forms of both species are often observed however, complicating the identification.

Some confusion exists about the correct epithet and authority of *L. vinosus*. The oldest known reference to *L. vinosus* is from Barla (1855): a drawing of half a fruiting body with the name *Agaricus deliciosus* var. *violaceus*. This publication is effective and valid (Art. 29 & 44 ICBN, McNeill et al. 2012). A description was given in a later work of Barla (1859) without reference to the earlier drawing. Although it is hard to be sure on the basis of one drawing and a short description, we interpret Barla's *Agaricus deliciosus* var. *violaceus* as the same as *L. vinosus* (in the sense of most current authors). The description (Barla 1859) contains several indications that Barla indeed had *L. vinosus* in mind. The colour of the fruiting body is described as violet-red, even from the beginning, with the lamellae having the same tint or even more pronounced, more bright. The stipe is described as short, tapering downwards and pruinose, whitish. It is described as a species fruiting slightly later in the year, when the first frosts are nearing. These are all typical features of *L. vinosus*. Quélet (1881) explicitly refers to the work by Barla but changes the epithet

from violaceus to vinosus (*Lactarius sanguifluus* var. *vinosus*). Quélet's name is thus an illegitimate nomenclatural synonym (Art. 52 ICBN, McNeill et al. 2012). Bataille (1908) is the first author to use the epithet *vinosus* on species level (although the rank Bataille used is disputable). Even though its basionym is illegitimate, this combination has to be considered as a legitimate nom. nov. (Art. 58 ICBN, McNeill et al. 2012) and thus the name *L. vinosus* has to be used for this taxon on species level (Art. 11.2 ICBN, McNeill et al. 2012). The correct author citation, taking into consideration Art. 46.3 ICBN (McNeill et al. 2012) is thus *L. vinosus* Bataille, or *L. vinosus* (Quél.→) Bataille, as proposed by Kuyper & Van Vuure (1985) to refer to a replaced illegitimate name that typifies the newly created name. Lalli et al. (2003) interpret *Agaricus deliciosus* var. *violaceus* Barla as identical to *L. sanguifluus*, and argue that if Barla had known *L. sanguifluus* he would have made his var. *violaceus* subordinate to the latter. They do not find a discriminating character between *Agaricus deliciosus* var. *violaceus* and *L. sanguifluus* in the later description (Barla 1859). In the description of Quélet (1881, 1888), who explicitly refers to Barla (1855) and produces only a simple interpretation of his drawing, they interpret *L. sanguifluus* var. *vinosus* as a discoloured form of *L. sanguifluus*. Strengthened by Marxmüller & Romagnesi's (1991) concept of *L. sanguifluus* var. *vinosus*, they propose the new name *L. rubrozonatus* for what we call *L. vinosus* in this work. Furthermore they describe *L. rubrozonatus* f. *carneus* for the paler, discoloured forms.

Several old publications describe taxa that correspond also well to *L. vinosus*, *L. sanguifluus* or a discoloured form of them; no type specimens were indicated and no certainty exists about their identity:

Panizzi (1862) describes *Lactarius deliciosus* var. *violascens* from the region of Baiardo (Imperia, Italy). The description corresponds best to *L. vinosus*: the cap is zonate, the stipe is *'subconicus'*, whitish-violet and pitted, the lamellae are *'livido-violascentes'*. This taxon could maybe also correspond to a form of *L. sanguifluus*: the cap colour is described as pale orange

L. sanguifluus var. *yvreus* C. Martin seems to be very similar in every aspect to a discoloured form of *L. vinosus*. Martin (1894) thinks var. *yvreus* is different from *L. sanguifluus* because it often has a hollow stipe which is amethyst coloured and not reddish-orange and because the lamellae have an amethyst sheen and are never cream to pinkish-orange. He also mentions this taxon is very close to Barla's var. *vinosus*.

From the short description of *L. haemorrheus* (Lowe in Cooke 1888), collected in Madeira, we can only decide that this taxon must also correspond to a form of *L. sanguifluus* or *L. vinosus*.

***Lactarius cyanopus* Basso, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* 114: 67 (1998).**

• Holotype: 8630 (LUG), Italy: Liguria, Imperia, Civezza.

L. cyanopus was described in 1998 and is reported from three localities: Civezza (Imperia, Italy: type locality; Basso 1998), Vall-llobrega (close to Girona, Spain) and Mallorca (Pérez-De-Gregorio & Carbó 2004). A forest fire destroyed the type locality in 2000 (Basso, pers. comm.), making it impossible for us to study fresh specimens. In Basso's original description (Basso 1999b), *Cistus* is stated erroneously as the host species for *L. cyanopus*. *Pinus halepensis* grows nearby and is almost certainly the host tree (Basso, pers. comm.).

The extensive blue colours in the cap and stipe in *L. cyanopus* are unique in Europe. Young specimens of *L. quieticolor* can also be strikingly blue to bluish green in the pileus (Heilmann-Clausen et al. 1998). Microscopically however, *L. cyanopus* is very different from *L. quieticolor*: the spore ornamentation in particular is much heavier in *L. quieticolor*.

The spore ornamentation in *L. cyanopus* is peculiar in that it often forms a complete network, which is rare in the other European *Deliciosi*. This very complete network was not observed in the Spanish collection however. *L. sanguifluus* has smaller and more rounded spores with thicker ridges forming an incomplete network. The profile of the spores of *L. semisanguifluus* is similar to the *L. cyanopus* spores but the ornamentation is more incomplete; isolated warts are more abundant.

According to our molecular analyses, *L. cyanopus* belongs to the same clade as *L. sanguifluus* and *L. vinosus* or even falls within

L. sanguifluus and would thus be conspecific (Nuytinck & Verbeken 2007). However, we do not synonymise both names here. The very poor state of the *L. cyanopus* specimens made it hard to extract good quality DNA and several attempts were needed to amplify the ITS region. From a morphological point of view it seems very unlikely that both are conspecific. Most importantly because of differences in the spore ornamentation and spore shape, but also because *L. cyanopus* has orange coloured latex in the lower half of the stipe. *L. sanguifluus* has vinaceous red latex and only very exceptionally some orange latex in the very base of the stipe or where the mycelium is attached has been observed (never halfway up the stipe, Romagnesi 1958). Unfortunately the original description of *L. cyanopus* does not state clearly how quickly this orange latex in the base of the stipe turns reddish (maybe because of the bad state of the specimens?).

***Lactarius porninsis* Rolland, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* 5: 168 (1889).**

• Note: as ***L. porninae*** Sacc. in *Sylloge Fungorum* **9**: 57 (1891) and CABI Index of Fungi, named after Mrs. Pornin.
• Misapplications: ***L. tithymalinus*** ss. Quélet (1893); ss. Bataille (1908).
L. aurantiacus ss. Quélet (1880); ss. Bresadola (1929).
• Lectotype: *Bull. trimest. Soc. mycol. France* 5, pl. XIVbis: 2!, depicted from Switzerland, Chamonix (designated in Heilmann-Clausen et al. 1998).

The combination of an orange and zonate cap, the smell of mandarins, mild-tasting, white latex and a host association with *Larix* makes *L. porninsis* an easily recognizable species.

Heilmann-Clausen et al. (1998) and Basso (1999a) place *L. porninsis* in *Lactarius* section *Zonarii* (Quél.) Bon (nom. inval.), subsection *Zonarii* (Quél.) Basso, together with *L. acerrimus* Britzelm., *L. evosmus* Kühner & Romagn., *L. illyricus* Piltaver, *L. zonarius* (Bull.) Fr., *L. zonarioides* Kühner & Romagn. and *L. controversus* Pers.: Fr. All of these species are characterised by a more or less viscid, zonate cap and white, usually unchanging latex. It is surprising to find *L. porninsis* included in the *Deliciosi* clade in the ITS and *gpd*-based phylogenetic trees (Nuytinck & Verbeken 2007). Eberhardt (2000) found the same relationships based on LSU and ITS nrDNA sequences. The position of *L. porninsis* in *Lactarius* section *Deliciosi* can be supported though by some chemical, macroscopic and ecological characters. A study of the secondary latex metabolites in *L. porninsis* showed it is very different from the other *Zonarii* (Marco Cleruzio, pers. comm.). The pileus of *L. porninsis* has an orange and zonate aspect that is remarkably similar to that of species in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Blum 1976) and the species is outstanding in *Lactarius* subsect. *Zonarii* by its association with a coniferous tree (while this is characteristic for all representatives of *Lactarius* sect. *Deliciosi*). Nuytinck et al. (2007) show several examples of how a specific latex colour evolved two or more times independently in the section. A loss of pigmentation could explain the position of *L. porninsis*.

ACKNOWLEDGEMENTS

The curators of the herbaria BR, LIP, MPU & PC and P.A. Moreau & M. Contu are thanked for providing herbarium material. We would also like to thank M.T. Basso, A. Gminder, J. Heilmann-Clausen, P.J. Keizer, C. Lange, M.A. Pérez-De-Gregorio, J. Vesterholt, R. Walleyn and all other collectors listed in the examined specimens lists.

REFERENCES

Barla J.B. (1855) Tableau comparatif des champignons comestibles et vénéneux de Nice. Nice.

Barla J.B. (1859) Les champignons de la province de Nice et principalement les espèces comestibles, suspectes ou vénéneuses, dessinés d'après nature. Nice.

Basso M.T. (1998) *Lactarius cyanopus* une nouvelle espèce de la sect. *Dapetes* Fries. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **114**: 67.

Basso M.T. (1999a) Lactarius Pers. Fungi Europaei **8**, Mycoflora, Alassio.

Basso M.T. (1999b) Description et étude de *Lactarius cyanopus* Basso. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **115**: 57-64.

Bataille F. (1908) Flore monographique des Astérosporés, Lactaires et Russules. *Mém. Soc Emul. Doubs* **8**: 163-260.

Bertault R. (1978) Lactaires du Maroc. *Bull. trimest Soc. mycol. France* **94**: 273-288.

Blum J. (1976) Etudes mycologiques, III – Les lactaires. Lechevalier, Paris, 371 p.

Bon M. («1973», publ. 1975) Macromycètes du Nord de la France. *Rev. Mycol.* **38**: 185-206.

Bon M. (1980) Clé monographique du genre *Lactarius*. *Doc. mycol.* **10** (n°40): 1-85.

Bresadola G. (1929) *Iconographia Mycologica* **8**: pl. 351-400, Milano.

Britzelmayr M. (1885) Hymenomyceten aus Südbayern, 4 (Die Hymenom. Augsburgs und seiner Umgebung), *Naturhist. Verein. Augsburg* **28**: 119-160.

Cooke M.C. (1888) New British Fungi. *Grevillea* **16**: 121.

Courtecuisse R., Duhem B. (1994) Les champignons de France. Delachaux & Niestlé, Eclectis, Lausanne.

den Bakker H.C., Zuccarello G.C., Kuyper Th.W., Noordeloos M.E. (2004) Evolution and host specificity in the ectomycorrhizal genus *Leccinum*. *New Phytol.* **163**: 201-215.

Eberhardt U. (2000) Moleculare Analysen zur Verwandtschaft der agaricoiden Russulaceen im Vergleich mit Mykorrhiza- und Fruchtkörpermerkmalen. PhD thesis, University of Tübingen.

Eberhardt U., Oberwinkler F., Verbeken A., Rinaldi A.C., Pacioni G., Comandini O. (2000) *Lactarius* ectomycorrhizae on *Abies alba*: morphological description, molecular characterisation, and taxonomic remarks. *Mycologia* **92**: 860-873.

Favre J. (1960) Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du Parc national Suisse. Luding A.G., 272 p.

Fillion R. (1989) Un nouveau Lactaire du groupe *Dapetes* découvert dans la région de Clarafond: *Lactarius sanguineo-virescens* nov. sp. *Bull. trimest. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie* n°113: 20-22.

Fries E.M. (1821) Systema Mycologicum. Vol. I. Greifswald. 520 p.

Fries E.M. (1838) Epicrisis Systematis Mycologici seu Synopsis Hymenomycetum. Uppsala. 610 p.

Fries E.M. (1861) Sveriges ätliga och giftiga svampar, Stockholm.

Gramberg E. (1921) Pilze der Heimat, Leipzig.

Gröger F. (1968) Zur Kenntnis von *Lactarius semisanguifluus* Heim & Leclair. *Westfäl. Pilzbriefe* **7**: 3-12.

Heilmann-Clausen J., Verbeken A., Vesterholt J. (1998) The genus *Lactarius*. *Fungi of Northern Europe* **2**. Svampetryk, Denmark.

Heim R., Leclair A. (1950) Notes systématiques sur les Champignons du Perche, II – Les Lactaires à lait rouge (Stirpe deliciosus). *Rev. Mycol.* **15**: 65-78.

Heim R. ("1953", publ. 1954) A propos des Lactaires à lait rouge. *Rev. Mycol.* **18**: 221-224.

Hesler L.R., Smith A.H. (1979) North American species of *Lactarius*. University of Michigan Press., Ann Arbor, 841 p.

Korhonen M. (1984) Suomen rouskut. Otava, Helsinki. 223 p.

Krieglsteiner G.J. (1991) Uber neue, seltene, kritische Macromyzeten in Westdeutschland, XII – Röhrlinge und Blätterpilze. *Beitr. Kenntn. Pilze Miteleurop.* **7**: 61-79.

Krombholz J.V. (1831-1846) Naturgetreue Abbildungen und Beschreibungen der essbaren, schädlichen und verdächtigen Schwämme. Praga.

Kuyper Th.W., Van Vuure M. (1985) Nomenclatural notes on *Russula*. *Persoonia* **12**: 447-455.

Lalli G., Pacioni G. & Leonardi M. ("2002", publ. 2003) Neotipificazione di *Lactarius sanguifluus* e descrizione di *Lactarius rubrozonatus* sp. nov. *Micol. Veg. medit.* **17**: 121-132.

Lange J.A. (1940) Flora Agaricina Danica, 5. Kopenhagen, 105 p. and 39 plates.

Linnaeus C. (1753) Species Plantarum. Holmiae.

Martin C.E. (1894) Contribution à la flore mycologique genevoise. *Bull. Trav. Soc. Bot. Genève* **7**: 171-198.

Marxmüller H., Romagnesi H. (1991) *Lactarius sanguifluus* (Paulet: Fr.) Fr. var. *vinosus* Quélet. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **107**: 5-6. Atlas, pl. 262.

McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme Van Reine W.F., Smith G.F., Wiersema J.H. & Turland N.J. (2012) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code). *Regnum Vegetabile* **154**: xxx, 208 p. Koeltz Scientific Books. [electronic version available at http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php]

Melis M., Mua A., Campus G. (1999) Funghi interessanti della Sardegna. Contributo alla conoscenza di una rara specie: *Lactarius sanguineo-virescens*. *Micol. Veg. medit.* **14**: 142-146.

Michael E. (1895-1905) Führer für Pilztreunde: Bd 1-3.

Michael E. (1927) Führer für Pilztreunde, systematische geordnet und gänzlich neu bearbeitet von Roman Schulz.

Neuhoff W. (1956) Die Milchlinge (Lactarii). In Die Pilze Mitteleuropas, Bd. IIb. Julius Klinckhardt, Bad Heilbrunn. 248 p.

Nuytinck J., Verbeken A. (2003) *Lactarius sanguifluus* versus *Lactarius vinosus* molecular and morphological analyses. *Mycol. Progr.* **2**: 227-234.

Nuytinck J. & Verbeken A. (2005) Morphology and taxonomy of the European species in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales). *Mycotaxon* **92**: 125-168.

Nuytinck J. & Verbeken A. (2007) Species delimitation and phylogenetic relationships in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales) in Europe. *Mycol. Res.* **111**: 1285-1297.

Nuytinck J., Verbeken A. & Miller S.L. (2007) Worldwide phylogeny of *Lactarius* sect. *Deliciosi* inferred from ITS and glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase gene sequences. *Mycologia* **99**: 820-832.

Panizzi F. (1862) Degli Imenomiceti che crescono nel Circondario di San Remo. *Comment. Soc. Crittog. Ital.* **3**: 166-175.

Paulet J.J. (1793) Traité des champignons, 2. Paris.

Peck C.H. (1898) Contributions of the Alabama biological survey, 1 – New species of Alabama fungi. *Bull. Torrey bot. Club* **25**: 368-372.

Pérez-De-Gregorio M.A, Carbó J. (2004) *Lactarius cyanopus* Basso. *Bolets de Catalunya* **23**: Lamina 1126. Societat Catalana de Micologia.

Pilát A. (1951) Klíček určování našich hub hřibovitých a bedlovitých. Praha.

Pilát A., Ušák O. (1951) Naše houby, 1. Praha.

Pollini C. (1816) Horti et provinciae Veronensis plantarum novarum vel minus cognitarum descriptio. *Giorn. Fis.* **9**: 21-35, 94-101, 174-187.

Pouzar Z. (1954) Poznamky k nekterym nasim druhum ryzcu - Lactarius I. *Ceská Mykol.* **8**: 40-45.

Quélet L. (1880) Quelques espèces critiques ou nouvelles de la flora mycologique de France. *Compt. Rend. Assoc. Franç. Avancem. Sci.*, Suppl. **10**: 7-8.

Quélet L. (1881) Quelques espèces critiques ou nouvelles de la flora mycologique de France. *Compt. Rend. Assoc. Franç. Avancem. Sci.* Congrès de Reims 1880. **9**: 661-675.

Quélet L. (1888) Flore mycologique de la France et des pays limitrophes. Paris, Doin. 492 p.

Quélet L. (1893) Quelques espèces critiques ou nouvelles de la flora mycologique de France. *Compt. Rend. Assoc. Franç. Avancem. Sci.*, Suppl. **19**: 487.

Redeuilh G., Verbeken A. & Walleyn R. (2001) Etude nomenclaturale des taxons infragénériques dans le genre *Lactarius* (*Basidiomycota, Russulaceae*). *Mycotaxon* **77**: 127-143.

Reil P. (1992) Die rotmilchende Reizker. *Südwestdeutsche Pilzrundschau* **28**: 2-8.

Romagnesi H. (1958) Recherches sur les Lactaires à lait rouge (*Dapetes* Fr.). *Rev. Mycol.* **23**: 261-281.

Romagnesi H. (1990) À propos de *Lactarius sanguineo-virescens* Fillion. *Bull. trimest. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie* **116**: 35.

Schaefer Z. (1970) Beitrag zum Studium der Milchlinge, Sektion Dapetes. *Schweiz. Z. Pilzk.* **48**: 105-143.

Schaeffer J.C. (1762-1774) Fungorum qui in Bavaria et Palatinatu circa Ratisbonam nascuntur, 4 vol.

Schmitt J.A. (1974) Chemotaxonomische, morphologische und pflanzensoziologische Studien an Mitteleuropäischen *Lactarius*-Arten der Sektion *Dapetes* Fr. (Blutreizker). *Z. Pilzk.* **39**: 219-244.

Smotlacha F. (1947) Atlas hub jedlých a nejedlých (Atlas of edible and poisonous fungi). Melantrich (Ed.), Praha.

Strid A. (1994) A catalogue of fungus plates painted under the supervision of Elias Fries. Swedish Museum Nat. Hist., Stockholm.

Vassilkov B.P. (1948) Sedobnyje i jadovityje griby srednej polosy evropejskoj časti SSSR [Edible and poisonous fungi of central parts Europ. distr. U.S.S.R.], Moscow-Leningrad.

Verbeken A., Vesterholt J. (1998) A new *Lactarius* species from Scandinavia in the section *Dapetes*. *Cryptog., Mycol.* **19**: 87-91.

Scripta Botanica Belgica **51**: 60-72 (2013)

Russulaceae (Russulales, Agaricomycotina, fungi) in the thermophilous oak forests of W Slovakia

Slavomír Adamčík[1*], Soňa Jančovičová[2] & Milan Valachovič[1]

[1] Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Dúbravská cesta 9, SK-845 23 Bratislava, Slovakia
[2] Comenius University in Bratislava, Faculty of Natural Sciences, Department of Botany, Révová 39, SK-811 02 Bratislava, Slovakia
* Corresponding author: slavomir.adamcik@savba.sk

Abstract. – The diversity and frequency of Russulaceae basidiomata (*Lactarius*, *Russula*) were studied in the phytocoenologically defined oak forests of three selected localities in the western part of Slovakia in years 2005–2009. Based on the ecological amplitude and the frequency, common and rare, as well as characteristic species were defined for each locality. Taxonomic problems within the species complexes of *Russula decipiens*, *Russula rutila* and *Russula globispora* are discussed.

Résumé. Russulaceae (Russulales, Agaricomycotina, Fungi) dans les chênaies thermophiles de l'ouest de la Slovaquie. Durant les années 2005–2009, la diversité et la fréquence des carpophores de Russulaceae (*Lactarius*, *Russula*) ont été étudiées dans des forêts de chêne, définies d'un point de vue phytocoenologique, de trois localités sélectionnées de l'ouest de la Slovaquie. Sur base de l'amplitude écologique et de la fréquence, des espèces communes et rares, de même que des espèces caractéristiques, ont été définies pour chaque localité. Les problèmes taxonomiques dans les complexes d'espèces de *Russula decipiens*, *Russula rutila* et *Russula globispora* sont discutés. [Traduit par l'éditeur]

Key words. – Russula, Lactarius, biodiversity, ecology, taxonomy

INTRODUCTION

Thermophilous oak forests cover approximately 4 130 km^2 (8.3%) of the area of Slovakia according to the map of potential vegetation of Slovakia (Maglocký 2002). Their recent area is strongly reduced because of agricultural management, especially in the areas with suitable soil and terrain characteristics. The most distant natural oak forests occur in the mountains of the south-western part of Slovakia, namely in the Štiavnické vrchy Mts., Pohronský Inovec Mts. and Tribeč Mts. Thermophilous oak forests occur there with SW, S or SE exposition and altitude from ca. 200 to 750 m. They are dominated by *Quercus* species, but *Carpinus betulus* is another native ectomycorrhiza-forming tree that grows there. The presence of other ectomycorrhizal trees is exceptional and caused by extreme values of some field characteristics, e.g. the occurrence of *Betula* on acid soil, *Populus tremula* on moist places, etc. Some management activities help preserving the natural character of these forests: trees are not cut in large areas; new trees are not planted, but grow from seedlings germinating naturally or from sprouts on stumps.

We have studied the diversity and frequency of two agaricoid genera of family Russulaceae Lotsy – *Lactarius* Pers. and *Russula* Pers. – in the phytocoenologically defined oak forests of nine selected localities in the western part of Slovakia, during the years 2005–2009. The aim of our study was (i) to compare Russulaceae diversity and basidiomata frequency on the selected localities, and (ii) to define selected groups of the genus *Russula* morphologically. Only some of our visits were fully successful with sufficient number of recorded species and collected basidiomata, because we did not foray in the suitable season during some years and/or climatic conditions were unfavorable. As our project is still running, we present the results only from three selected localities, with the most successful visits.

MATERIAL AND METHODS

Brief description of the studied sites

Taxa of *Lactarius* and *Russula* were collected in three selected localities of the W part of Slovakia – Obyce, Horné Majere and Sovia dolina in the years 2005–2009 (for detailed characteristics of the localities see text below). All localities are situated in the area of Štiavnické vrchy stratovolcano which is mostly formed by andesites and tuffs in underground. The pH of soil depends on its position: Obyce and Sovia dolina are situated on a marginal part of the geological complex at lower altitudes, which is characterized by less acidic soil; Horné Majere situated in its central part has more acidic soil. All sites are managed forests with trees forming tree layer in approximately same age.

Obyce – With W to SW exposition, the locality is situated in the wide valley of Žitava River (ca. 1 km from the river) and has relatively smooth and plane relief.

Sovia dolina – The locality is in the valley of a stream on SE exposition, which has rough terrain with slopes of various angles and is dominated by a small hill in the centre. It is very heteromorphous; close to the stream, there is a flat terrain dominated by *Carpinus betulus*. Up to the hill, there is relatively steep slope, dominated by *Quercus*, disconnected by a small plateau. The locality is crossed by two forest roads without artificially improved surface.

Horné Majere – The locality is a terrace above a small stream, lined on one side by an almost vertical slope and on the opposite side by a forest road with natural surface and a meadow. It is located in the central part of the geological complex, at highest altitude. This locality is the smallest and the most homogeneous one.

Phytocoenological observations

Phytocoenological observations are in accordance with Zürich-Montpellier's school (Braun-Blanquet 1964, Westhoff and van der Maarel 1978). Geographical coordinates are situated approximately in the middle of the localities. Nomenclature and abbreviations of habitats follow Stanová & Valachovič (2002). The nomenclature of vascular plants follows Marhold & Hindák (1998).

Identifications of fungi

Taxa of the genus *Lactarius* were identified according to monograph by Heilmann-Clausen et al. (1998); *Russula* taxa with several publications, in most cases books by Romagnesi (1967) and Sarnari (1998, 2005). Due to several taxonomic problems, some of our identifications remain still uncertain and limited to the level of a species complex. We labeled them as "cf." and treat them as insufficiently identified morphotypes with expected taxonomical value. Specimens are deposited in the herbarium SAV.

The frequency of basidiomata

The frequency of basidiomata was estimated in accordance with the following scale (cf. Adamčík et al. 2006):

- 1 = infrequent (1 collection with 5 and < basidiomata)
- 2 = moderately frequent (1 collection with 5 and > basidiomata or more collections with than 5 basidiomata)
- 3 = frequent (more collections and at least 1 with > than 5 basidiomata)

RESULTS

Phytocoenological characteristics of the studied localities

Obyce – Thermophilous oak forest (*Quercus cerris* and *Q. petraea* agg.) grows on well de-

Table 1 – Characteristics of localities of research. + = lower, ++ = medium, +++ = higher

Characters / Locality	Obyce	Horné Majere	Sovia dolina
Coordinates (latitude/ longitude)	48°26′25′′N; 18°28′55′′E	48°22′55′′N; 18°54′01′′E	48°19′33′′N; 18°38′59′′E
Slope	W	S	SE
Altitude (m)	320-400	450-460	340-390
	+++	+	++
Acidity of soil	+	+ + +	+ +
Depth of soil	+++	+	++
Vegetation type	oak woods on deeper soil	oak woods with *Quercus cerris* on shallow soil	oak woods with *Carpinus betulus*, slightly nitrophilous
β-diversity of vegetation	++	+	+++
Diagnostic vascular plants	*Euonymus europaeus* *Rhamnus cathartica* *Lathyrus tuberosus* *Euphorbia cyparissias*	*Carex montana* *Coronilla vaginalis* *Genista tinctoria* *Lychnis viscaria* *Sorbus torminalis* *Tanacetum corymbosum*	*Ajuga reptans* *Carpinus betulus* *Cruciata glabra* *Galium schultesii* *Hieracium lachenalii* *Veronica officinalis* *Viola reichenbachiana*

veloped soils. Slightly exposed slopes (5-7°) oriented SW-W provide optimal conditions for oak trees. The height of the trees is about 25 m. The herbaceous layer is rich in species and covers around 80% of the surface. The shrub layer is poor; represented by young trees of *Acer campestre*, *Carpinus betulus* and *Prunus avium*, and several shrubs, e.g. *Euonymus europaeus*, *Rhamnus cathartica* and *Rosa canina* agg. Thermophilous species, e.g. *Astragalus glycyphyllos*, *Clinopodium vulgare*, *Fragaria viridis*, *Lychnis viscaria* and *Viola mirabilis* dominate the herb layer, but some mesophilous and nitrophilous taxa also occur, e.g. *Cruciata laevipes*, *Galium aparine* and *Torilis japonica*. The litter layer is thick; mosses rarely occur (table 1). Taxa of Russulaceae are listed in table 2.

Horné Majere – The flat ridge is covered by trees of *Quercus cerris* and partly also by *Q. polycarpa*. The height of the trees is about 20 m. Shrub layer is missing. The soil is stony and shallow, relatively light and sandy. Andesite bedrock influenced the acidic soil reaction. The litter of leaves is 2-3 cm thick; mosses (5%) grow around stones. Acidophilous taxa, e.g. *Hieracium lachenalii*, *H. murorum* and *Veronica officinalis*, occur together with species typical for neutral soils, e.g. *Coronilla vaginalis*, *Tanacetum corymbosum* or *Trifolium alpestre* (table 1). Taxa of Russulaceae are listed in table 2.

Sovia dolina – The light slope (5-7°) at the bottom of the wet valley. The dominance of *Carpinus betulus* indicates the nitrophilous character of the locality while *Quercus cerris* is only additional tree. Several stones (andesite) cover the locality. The cover of herb layer (40%) is evidently less dense than in the localities 1 and 2. In the herb layer, there are numerous taxa characteristic of beech forests, such as *Dentaria bulbifera*, *Galium schultesii*, *Mycelis muralis*, *Symphytum tuberosum* and of course juvenile saplings of *Fagus sylvatica* (table 1). Taxa of Russulaceae are listed in table 2.

Russulaceae diversity

Our data are based on four successful field excursions in the localities Obyce and Sovia dolina, and three successful field excursions in the locality Horné Majere. In total, we collected 81 taxa of Russulaceae (table 2). The highest diversity (50 taxa) was in Sovia dolina, which corresponds to beta diversity of vegetation and heterogeneity of the terrain serving different types of microhabitats (table 1). Relatively large number of taxa (45) was also recorded in

Table 2 – List of species collected in three studied localities. The numbers represent degrees of frequency defined in Material and Methods. **O** = Obyce; **HM** = Horné Majere; **Sd** = Sovia dolina.

	O	HM	Sd
Lactarius acerrimus Britzelm.	-	1	-
L. azonites (Bull.) Fr.	1	-	-
L. bertillonii (Neuhoff ex Z. Schaef.) Bon	2	2	-
L. circellatus Fr.	1	1	1
L. evosmus Kühner & Romagn.	1	2	1
L. fuliginosus (Fr.) Fr.	1	-	-
L. glaucescens Crossl.	-	1	2
L. chrysorrheus Fr.	3	1	2
L. piperatus (L.) Gray	2	-	2
L. quietus (Fr.) Fr.	2	-	1
L. serifluus (DC.) Fr.	-	1	-
L. vellereus (Fr.) Fr.	2	-	2
L. violascens (J. Otto) Fr.	-	1	-
L. volemus (Fr.) Fr.	1	-	1
L. zonarius (Bull.) Fr.	1	-	-
Russula acrifolia Romagn.	2	1	1
R. albonigra (Krombh.) Fr.	1	1	-
R. amoenolens Romagn.	1	-	-
R. anatina Romagn.	-	1	-
R. anthracina Romagn.	1	-	-
R. atropurpurea Krombh.	3	-	2
R. atropurpurea var. *dissidens* Zvára	-	-	1
R. aurea Pers.	1	1	1
R. aurora Krombh.	-	-	1
R. cf. *blumiana* Bon	-	-	1
R. borealis Kauffman	1	-	-
R. carpini Heinem. et R. Girard	1	1	1
R. chloroides (Krombh.) Bres.	-	-	1
R. cf. *convivialis* Sarnari	-	2	-
R. cf. *cremeoavellanea* Singer	1	-	-
R. cuprea Krombh.	1	1	1
R. curtipes F.H. Møller et Jul. Schaeff.	-	1	-
R. cyanoxantha (Schaeff.) Fr.	2	2	2
R. decipiens (Singer) Svrček	1	3	1
R. cf. *decipiens* (Singer) Svrček "small"	1	-	-
R. cf. *decipiens* (Singer) Svrček "spiny"	-	1	2
R. cf. *delica* Fr.	3	1	2
R. densifolia Gillet	-	-	1
R. foetens (Pers.) Fr.	-	2	-
R. cf. *galochroides* Sarnari	1	-	-
R. globispora (J. Blum) Bon	2	1	-
R. graveolens Romell	1	-	1
R. grisea (Pers.) Fr.	-	-	1
R. heterophylla (Fr.) Fr.	1	2	1
R. illota Romagn.	1	-	1
R. cf. *illota* Romagn.	-	1	-
R. cf. *laeta* F.H. Møller & Jul. Schaeff.	2	-	1
R. laurocerasi Melzer	2	1	2
R. lepida Fr.	3	3	3
R. lilacea Quél.	-	-	1
R. cf. *lividopallescens* Sarnari	1	-	1
R. luteotacta Rea	-	1	2
R. melliolens Quél.	-	-	2
R. cf. *melliolens* Quél.	-	1	1
R. minutula Velen.	1	-	-
R. nigricans (Bull.) Fr.	1	-	1
R. odorata Romagn.	1	1	1
R. olivacea (Schaeff.) Pers.	1	-	-
R. parazurea Jul. Schäff.	-	-	1
R. pectinatoides Peck	-	-	1
R. pelargonia Niolle	-	1	1
R. persicina Krombh.	-	2	-
R. cf. *poikilochroa* Sarnari	2	1	1
R. rhodomellanea Sarnari	-	-	2
R. risigalina (Batsch) Sacc.	2	1	1
R. romellii Maire	1	-	-
R. rutila Romagn.	1	-	-
R. cf. *rutila* Romagn.	-	-	1
R. sericulata Romagn.	-	-	2
R. solaris Ferd. et Winge	-	-	1
R. sororia (Fr.) Romagn.	-	-	2
R. cf. *sororia* (Fr.) Romagn.	1	-	1
R. tinctipes Melzer et Zvára	-	-	2
R. cf. *tinctipes* Melzer et Zvára	1	-	-
R. velenovskyi Melzer et Zvára	-	1	-
R. vesca Fr.	3	2	1
R. vinosobrunnea (Bres.) Romagn.	1	1	1
R. cf. *vinosopurpurea* Jul. Schaeff.	1	-	-
R. violeipes Quél.	-	1	-
R. virescens (Schaeff.) Fr.	1	-	1
R. cf. *zonatula* Ebbesen et Jul. Schäff.	-	-	1
∑ 81	45	37	50

Obyce, which is the locality with rather large area, deep soil and lowest acidity of soil. The lowest diversity (37 taxa) was in Horné Majere – the locality with the smallest area; the lowest beta diversity corresponds to its most homogeneous character and nutrient poor acidic soil.

In spite of similar underground and soil type of localities, 42 taxa were scored only in a single locality, which is more than half of all collected taxa (52.5%). This suggests that many of the taxa have relatively narrow ecological amplitude and are specific for certain

type of habitat. Among those taxa, 18 were collected only in Sovia dolina, 14 in Obyce and 10 in Horné Majere. Twenty two taxa were collected in two localities together and only 16 taxa in the three localities.

There are 15 species of *Lactarius* collected in all three localities. This small number is probably caused by the fact that we have not forayed in autumn, which is the most suitable period for *Lactarius* fructification. Accordingly, some common *Russula* species were not recorded because of their later phenology, e.g. we did not find *R. atropurpurea* in Horné Majere, because we did not investigate later in the season, when the species mostly grow.

Several collections were identified only to a species range ("cf."), due to taxonomic problems or because they did not correspond well to the descriptions of the literature. Such species are discussed bellow.

DISCUSSION

Ecological groups and frequency of collected taxa – In the text below, there are collected taxa grouped according to their distribution, frequency and host preferences. For evaluating the taxa, we used our experiences during this study in Štiavnické vrchy Mts., also published information from larger area of Slovakia (Adamčík et al. 2006, Kuthan et al. 1999) as well as literature data on distribution and occurrence of species in some areas of Europe (Romagnesi 1967, Sarnari 1998, 2005, Einhellinger 1994, Knudsen et al. 2008).

The terms "common", "uncommon" or "rare" usually refer to the literature or our experience at the larger scale of Europe. The terms "frequent = 3", "moderately frequent = 2" or "infrequent = 1" are defined above in the chapter "Material and Methods".

Frequent and common taxa – *Lactarius chrysorrheus*, *Russula atropurpurea* and *R. decipiens* – taxa known as common and preferably associated with oak trees – were also frequent at least in one of the studied localities. Frequent taxa known from a wide range of habitats were *R. lepida*, *R.* cf. *delica* and *R. vesca*.

Other taxa known as common – Although some taxa were moderately frequent or infrequent in the localities, they are common, based on our experience from other localities of the studied area and literature data. Such taxa associated with oak were: *L. azonites*, *L. quietus*, *L. serifluus* and *R. atropurpurea* var. *dissidens*; *L. circellatus*, common species associated with *Carpinus betulus*, was infrequent. Common but moderately frequent taxa, with wide range of host trees, were: *L. piperatus*, *L. vellereus*, *R. cyanoxantha*, *R. foetens*, *R. heterophylla*, *R. laurocerasi* and *R. risigallina*; infrequent were: *R. aurea*, *R. pectinatoides*, *R. velenovskyi* and *R. virescens*. Taxa associated preferably with beech and known as common in the literature were infrequent in the studied localities: *R. aurora*, *R. chloroides*, *R. nigricans*, *R. olivacea*, *R. romellii* and *R. solaris*.

Uncommon taxa – Several species are known in the literature as well distributed but uncommon or only locally common. Such uncommon taxa – known as associated preferably with oak – were moderately frequent or infrequent also in the studied localities. Moderately frequent taxa collected in all three localities were *R.* cf. *poikilochroa* and *R. odorata*; in two localities *L. evosmus*, *R.* cf. *decipiens* with spiny spores, *R. graveolens*, *R. pelargonia* and *R. vinosobrunnea*; only in one locality *R. persicina* and *R. rhodomellanea*. Infrequent species recorded only in one locality were *R. amoenolens*, *R. anatina* and *R. parazurea*. *R. carpini* – the species associated with *Carpinus betulus* – was collected in all studied localities, but it was infrequent. *R. sericatula* is another species restricted to *Carpinus betulus* according to our field observations; it was collected in two localities and it was moderately frequent in Sovia dolina. According to our experience from other localities, *R. sericatula* is also frequent as *R. carpini*, but in the literature it is considered as rare. *Russula acrifolia* was the only uncommon species with a wide host preference that was collected in all three localities. Uncommon species with wide host preference collected in two studied localities were: *L. bertillonii*, *L. glaucescens*, *L. volemus*, *R. albonigra*, *R. globispora* and *R. illota*. *R. melliolens* is an uncommon species that was collected in Sovia dolina only and was moderately frequent. Infrequent species with wide host preference collected only in one locality were: *L. fuliginosus*, *R. curtipes*, *R. densifolia*, *R. grisea*, *R. lilacea* and *R. violeipes*.

Rare taxa – Several taxa are known in the literature as rare and they were also infrequent

in the studied localities. *R.* cf. *lividopallescens* and *R. cuprea* – species associated with oak – were collected in two of the studied localities. All other oak associated and rare taxa were collected only in one locality: *L. violascens*, *L. zonarius*, *R. rutila* and *R. zonatula*. Rare taxa known from various types of habitats were collected only in one locality: *R. anthracina*, *R. borealis* and *R. minutula*.

Insufficiently identified taxa – As discussed below, we have not identified several taxa sufficiently. Most of such not identified taxa are infrequent in the localities: *R.* cf. *blumiana*, *R.* cf. *convivialis*, *R.* cf. *decipiens* with small basidiomata, *R.* cf. *galochroides*, *R.* cf. *illota*, *R.* cf. *melliolens*, *R.* cf. *rutila*, *R.* cf. *tinctipes* and *R.* cf. *vinosopurpurea*.

We have also collected, in two of the studied localities, several specimens of *R. borealis* and *R.* cf. *laeta*, species which seem to be moderately frequent; however the interpretation of frequency is little precise because of uncertain taxonomical concept and taxa delimitation in this group.

Taxa associated with forest roads – A few species were collected only on disturbed soil near forest roads. Especially the locality Sovia dolina is typical with forest road crossings, where *R. luteotacta*, *R. sororia* and *R. tinctipes* were moderately frequent. *R. luteotacta* was collected together with *L. acerrimus* on forest road in Horné Majere.

CONCLUSION

Which species are typical?

All three studied localities have several common features. The most important are: similar altitude, exposition, volcanic underground and forests dominated by oak trees. Despite of this, only a few taxa, among the total number of 81, were collected in all three localities.

The most frequent species present in the three localities were: *Lactarius chrysorrheus*, *Russula atropurpurea*, *R. decipiens*, *R.* cf. *delica*, *R. lepida* and *R. vesca*. There are also several taxa which were collected in all three localities but were not so abundant: *R. acrifolia*, *R. aurea*, *R. carpini*, *R. cyanoxantha*, *R. heterophylla*, *R. laurocerasi*, *R. odorata*, *R.* cf. *poikilochroa* and *R. risigallina*.

Taxa relatively frequent only in one locality can be specific for this locality. In Horné Majere, *L. evosmus*, *R. foetens* and *R. persicina* were relatively frequent. Despite of larger species diversity in Obyce, only two taxa were relatively frequent there: *R. globispora* and *R.* cf. *laeta*. The highest number of species which can be considered as specific for one locality, was recorded in Sovia dolina: *L. glaucescens*, *R.* cf. *decipiens* with spiny spores, *R. melliolens*, *R. rhodomelanea* and *R. sericatula*.

Interesting is also the absence of relatively frequent species only in one of the studied localities. *L. piperatus* and *L. vellereus* were not collected in Horné Majere, but were relatively frequent in both other localities. *L. bertillonii* was not collected in Sovia dolina, but was relatively frequent in two other localities.

In our opinion, the presence or absence of taxa scored as rare and infrequent is not useful for specification of certain type of habitat in our case, because of limited number of successful visits and limited number of localities included in this study. More distinct differences in species diversity among the localities are presented by absence, in one locality, of taxa which are frequent and common in other of the compared localities.

Table 3 – Frequency of the taxa of *Russula* sect. *Ingratae* collected in three studied localities of Štiavnické vrchy Mts. The numbers represent degrees of frequency as defined in Material and Methods.

Obyce		Horné Majere		Sovia dolina	
Russula amoenolens	1	*Russula foetens*	2	*Russula* cf. *sororia*	1
Russula illota	1	*Russula* cf. *illota*	1	*Russula sororia*	2
Russula laurocerasi	2	*Russula laurocerasi*	1	*Russula laurocerasi*	2
				Russula pectinatoides	1

Differences in *Russula* diversity among studied localities – example of *Russula* sect. *Ingratae* (Quél.) Maire

In the text above, we mention the numbers of taxa occurring i) in one single locality; ii) in two localities; iii) in all three localities. These numbers do not show differences between diversity of *Russula* and *Lactarius* in details. Taxa of some infrageneric groups are more ubiquitous, while some groups of related species may be more sensitive to the ecological conditions. A good example of group showing high differences in diversity is *Russula* subsect. *Foetentinae* (Melzer & Zvára) Romagn. (table 3). Only one species *R. laurocerasi* was collected in all three localities. Each locality has at least two taxa that were not collected in any other. It is also interesting that *R. subfoetens*, the common species in Slovakia (Adamčík et al. 2006, Kuthan et al. 1999), was collected in none of the studied localities; even if it was observed in several other localities in the studied area.

Taxonomic notes on some species complexes

When we used the recent keys for *Russula* identification (Romagnesi 1985; Sarnari 1998, 2005, Bon 2002, 2003; Knudsen et al. 2008), we encountered several taxonomic problems. We present such discrepancies between our observations and the literature on example of the collections in range of *R. decipiens*, *R. globispora* and *R. rutila*. All included taxa share

Figure 1 – Basidiomata of typical form of *Russula decipiens* (SAV F-1359, Obyce, Pohronský Inovec Mts., Slovakia). Photo Per Marstad

Figure 2 – Basidiomata of *Russula* cf. *decipiens* with spiny spores (SAV F-1512, Prenčov, Strážnické vrchy Mts., Slovakia). Photo Per Marstad

Table 4 – Comparison of three morphotypes recognized in range of *R. decipiens*.

Characters compared	*R. decipiens* typical	*R.* cf. *decipiens* with spiny spores	*R.* cf. *decipiens* with small basidiomata
Cap color	discolored in centre	bright red all over	discolored on spots near centre
Cap size	moderately large to large	moderately large to large	small
Spore ornamentation	moderately prominent	prominent	low
Width of pileocystidia	wide	wide	narrow
Ecology	grassy exposed places	grassy exposed places	shadowy places, humus rich soil

some common characters: predominantly red pileus, yellow spore print, acrid taste, firm flesh and sulfovanilline positive pileocystidia.

***Russula decipiens* (Singer) Svrček** – The species is defined by red cap, yellow spore print, acrid taste, unchanging flesh, uni-celled clavate pileocystidia with strong sulfovanillin reaction, absence of incrustation in pileipellis and subglobose spores with moderately prominent warts connected to form chains. It is one of the most common species in thermophilous oak forests of Slovakia. Although our collections exhibit all the typical characters of *R. decipiens*, we observed a large variability in the characters which is not sufficiently described in the literature. Accordingly, we recognized three morphotypes; the differences among these morphotypes are presented in table 4 and on figures 1-6.

Figure 3 – Basidiomata of *Russula* cf. *decipiens* with small basidiomata (SAV F-1503, Bohnický Roháč, Štiavnické vrchy Mts., Slovakia). Photo Per Marstad.

Table 5 – Comparison of two morphotypes recognized in range of *R. rutila*.

Microscopical characters	*R. rutila* typical	*R.* cf. *rutila*
Height of spore ornamentation	up to 1 µm	1.2-1.4 µm
Connections on spores ornamentation	chained warts	spines connected by lines
Hyphal endings in pileipellis	blunt	acute

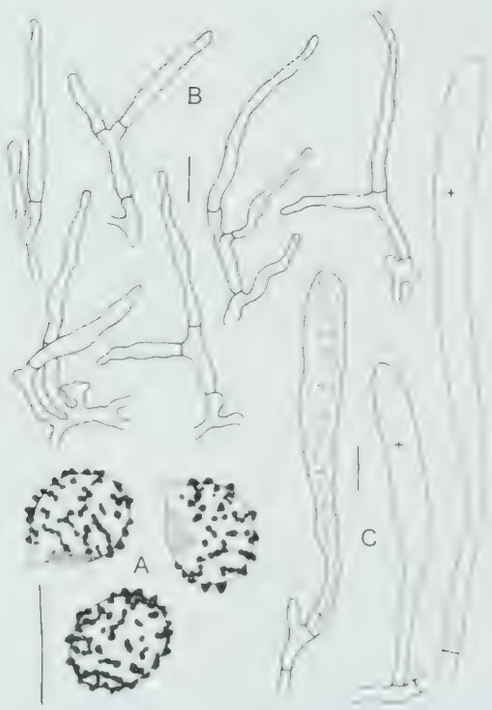


Figure 4 – Microscopical structure of typical form of *Russula decipiens* (SAV F-1346, Obyce, Pohronský Inovec Mts., Slovakia). A: spores, B: hyphal endings in pileipellis near the cap margin, C: pileocystidia with content indicated in one element as seen in Congo red, content of other pileocystidia is indicated by a plus sign (+). Scale bar = 10 µm.

Figure 5 – Microscopical structure of *Russula* cf. *decipiens* with spiny spores (SAV F-1022, Sovia dolina, Štiavnické vrchy Mts., Slovakia). A: spores, B: hyphal endings in pileipellis near the cap margin, C: pileocystidia with content indicated in one element as seen in Congo red, content of other pileocystidia is indicated by a plus sign (+). Scale bar = 10 µm.

Figure 6 – Microscopical structure of *Russula* cf. *decipiens* with small basidiomata (SAV F-991, Betlehem, Tríbeč Mts., Slovakia). A: spores, B: hyphal endings in pileipellis near the cap margin, C: pileocystidia with content indicated in one element as seen in Congo red, content of other pileocystidia is indicated by a plus sign (+). Scale bar = 10 µm.

***Russula rutila* Romagn.** – This species has small and in adult fragile basidiomata with very acrid taste; it is well defined with incrusted sulfovanilline positive pileocystidia. Both Sarnari (2005) and Romagnesi (1967) regarded as typical collections with spore warts not exceeding 1 µm height. Besides the variable height of ornamentation we observed also various hyphal endings in pileipellis. These differences correspond to two morphotypes which are compared in table 5 and presented on figures 7-9.

***Russula globispora* (J. Blum) Bon** – The species has paler, almost pure white cap with some traces of pinkish or reddish tints on the margin, sometimes also with red margin and discolored centre. When bruised and/or adult, its flesh and gills turn rusty. On the stipe and cap surface, there are often rusty spots which are mostly apparent towards the base of the stipe. Pileocystidia are multi-celled and not incrusted. Spores are subglobose, with isolated spines and in average usually larger than 10 µm. Among our collections, we observed some variability in spore size, branching of hyphae in pileipellis and septation of pileocystidia. We recognized

Figure 7 – Basidiomata of *Russula* cf. *rutila* with low spore ornamentation (SAV F-1497, Bohunický Roháč, Štiavnické vrchy Mts., Slovakia). Photo Per Marstad.

three morphotypes which are compared in the table 6. One of the morphotypes with smaller spores reminds *R. vinosopurpurea* Jul. Schäff. However, our collections of this morphotype did not differ from those of typical *R. globispora* in the field; and *R. vinosopurpurea* is interpreted as lacking spots on the cap and flesh indistinctly turning rusty (Knudsen et al. 2008, Sarnari 2005).

Other uncertain identifications

Due to several taxonomic problems, some of our identifications are uncertain and, therefore, labeled as "cf." In the text below we discuss differences between characters observed in our collections and those described in the literature.

Figure 8 – Microscopical structure of *Russula rutila* (SAV F-1353, Obyce, Pohronský Inovec Mts., Slovakia). A: spores, B: hyphal endings in pileipellis near the cap margin, C: pileocystidia with content indicated in one element as seen in Congo red, content of other pileocystidia is indicated by a plus sign (+). Scale bar = 10 µm

Figure 9 – Microscopical structure of *Russula* cf. *rutila* with low spore ornamentation (SAV F-1568, Sovia dolina, Štiavnické vrchy Mts., Slovakia). A: spores, B: hyphal endings in pileipellis near the cap margin, C: pileocystidia with content indicated in one element as seen in Congo red, content of other pileocystidia is indicated by a plus sign (+). Scale bar = 10 µm

Table 6 – Comparison of three morphotypes recognized in range of *R. globispora*.

Characters compared	*R. globispora* typical	*R.* cf. *globispora*	*R.* cf. *vinosopurpurea*
Spore size	mostly longer than 10 µm	mostly longer than 10 µm	mostly shorter than 10 µm
Spore ornamentation	very prominent	moderately prominent	very prominent
Pileocystidia septation	mostly 1-2 celled	mostly 2 and more celled	mostly 1-3 celled
Branching of hyphal endings in pileipellis	subapical cells unbranched	subapical cells mostly branched	subapical cells unbranched or branched

***Russula* cf. *blumiana* Bon** – Two collections (SAV F-1567 and SAV F-2296) from the locality Sovia dolina have some characters typical for *R. blumiana*. As described by Sarnari (2005), the cap is yellow with reddish margin, spore print is yellow, taste not strongly acrid, spores moderately large with chained warts which are occasionally connected with fine lines and only 0.8-1 µm high, pileocystidia unicelled and broadly clavate. Under the microscope, it reminds *R. decipiens*, but it has more line connections on spores. Although Sarnari (2005) did not mention any incrustation on cystidia, we observed distinct incrustation on the base of pileocystidia. Sarnari (2005) included the species in the supplement at the end of the second part of his monograph on *Russula*; his description of the species is very brief and the line drawings of pileocystidia show no basal septa; he maybe overlooked the incrustation. Our collections are also similar with *R. quercilicis* Sarnari, but the terminal part of the pileocystidia is not as inflated as described by Sarnari (1998).

***Russula* cf. *convivialis* Sarnari** – We collected this fungus repeatedly in the locality Horné Majere (SAV F-2342, SAV F-3103) under an old oak standing at the locality edge near the forest road. The soil of this place was disturbed and with some humid spots. *Russula convivialis* is a typical member of *R.* subgenus *Tenellula* Romagn. with its small fragile basidiomata, darker ochraceous spore print and mild flesh. Macroscopically, our collections remind photos of *R. convivialis* by Sarnari (2005), with typically distant and somewhat anastomosed gills, colour of caps and brownish discoloration restricted to the base of stipe. Sarnari (2005) also described similar structure of pileipellis, irregular pileocystidia with variable shape, size and number of cells and slender attenuated hyphal endings. We have also observed in pileipellis the brownish necropigment which is mentioned by Sarnari. Spore ornamentation consists of low warts which are connected in chains or, occasionally, by line connection, but are more likely zebrate than reticulate. However, our spores are narrowly ellipsoid and larger, c. 8.5-9.5 × 6.5-8 µm, Sarnari described spores of *R. convivialis* as ovoid and up to 8.8 µm long. Sarnari knows the species only from three localities of deciduous oak forests in Italy which, together with the differences observed in spore size and ornamentation does not allow us to consider our collections conspecific with *R. convivialis*.

***Russula* cf. *cremeoavellanea* Singer** – *R. cremeoavellanea* is a species with pale yellow-ochraceous cap, mild flesh with tendency to become grayish, yellow spore print, spores with isolated spines and incrusted narrow pileocystidia with weak sulfovanilline reaction. The characters of our collection from Obyce (SAV F-1379) agree with those described by Romagnesi (1967) or Sarnari (2005). However, these two publications mention *Betula* as the host tree. As birch was not present in the locality, our collection needs additional detailed comparison to confirm its conspecificity with *R. cremeoavellanea*.

***Russula* cf. *delica* Fr.** Delimitation of *R. delica* and *R. chloroides* (Krombh.) Bres. is based on central depression of cap, length of stipe, width and density of gills and prominence of spines on spores (Romagnesi 1967, Sarnari 1998, Knudsen et al. 2009). As some collections share characters of both species, there are several varieties of both species recognized in the literature (e.g. Sarnari 1998). We treated

as *R.* cf. *delica* all our collections which did not exhibit characters typical for *R. chloroides* (narrow crowded gills, deeply depressed cap, longer stipe and more prominent spore ornamentation). In our opinion, the group needs critical taxonomical revision based on type studies and molecular support.

***Russula* cf. *galochroides* Sarnari** – It is a species from *Russula* subsect. *Griseinae* Jul. Schäff. with cream spore print, mild flesh, spores without suprahilar spot and scattered pileocystidia. The species is typical with white cap, narrow hyphal endings in pileipellis and ellipsoid spores with distinct warts which are connected by numerous line connections (Sarnari 1998). Our collection from Obyce (SAV F-1383) has terminal cells in pileipellis near margin very narrow (up to 4 µm wide) and spores with almost isolated warts. Another similar species of the section with white cap is *R. galochroa* (Fr.) Fr. that has spores with isolated warts, but the hyphal endings in pileipellis are much wider (3.5-9.0 µm).

***Russula* cf. *illota* Romagn.** – One collection from Horné Majere (SAV F-2276) has spores very similar to those of *R. illota*, but its small basidiomata lack the distinct spots on gills and stipe that are typical of this last species. The spines are weakly crested and with frequent line connections forming an almost complete reticulum. Romagnesi (1967) described the form of crests as very variable among collections; therefore, it is possible that our collection is only a form of *R. illota* without developed rusty spots on gill edge and stipe surface.

***Russula* cf. *laeta* E.M. Moller & Jul. Schäff.** – Romagnesi (1967) recognized several species in range of *R. laeta* with red cap, yellow spore print, isolated spines and incrustation on pileocystidia. However, all these taxa accepted by Romagnesi are treated as varieties of *R. laeta* in recent publications (Knudsen et al. 2009, Sarnari 2005). We collected several specimens especially in the locality Obyce. Our collections show large variability in spore ornamentation and form of pileocystidia, which suggests reliability of Romagnesi's classification. For example, the collection SAV F-1392 has more prominent spines on spores and SAV F-1572 has more connected spines on spores. Most collections correspond to typical *R. laeta* as described by Sarnari (2005) and Knudsen et al. (2009).

***Russula* cf. *lividopallescens* Sarnari** – Our collections from Sovia dolina (SAV F-1571) and Obyce (SAV F-1378) are very close to the description of *R. lividopallescens* by Sarnari (2005). They have white cap with pink margin, yellow spore print, mild taste, numerous clavate pileocystidia, cylindrical hyphal endings in pileipellis near the margin of pileus and spores with chained warts forming an incomplete reticulum. Our collections have pileocystidia 8-11 µm wide, but Sarnari described only 4-7 µm wide pileocystidia for the species. Sarnari did not describe sulfovanillin reaction of the pileocystidia, but he classified the species in *Russula* subsect. *Integriforminae* Bon, group of *R. romellii* which is characterized by scattered inconspicuous pileocystidia with weak sulfovanillin reaction. Our collections have relatively numerous and very conspicuous pileocystidia with strong sulfovanilline reaction and remind *R. decipiens*.

***Russula* cf. *melliolens* Quél.** – We have two collections (SAV F-1602 and SAV F-2366) with paler discolored caps, which are untypical for *R. melliolens*. The spores of the first collection from Sovia dolina correspond to the typical *R. melliolens*, but the caps are uniformly ochraceous and lack any trace of red. The second collection from Horné Majere has less discolored cap, more prominent spines on spores and narrower spores, which may correspond to *R. dryophila* Sarnari.

***Russula* cf. *poikilochroa* Sarnari** – This taxon is a typical member of *Russula* sect. *Atropurpurinae* Romagn. It has a purple cap with greenish, grayish or paler shades, acrid taste and white spore print. It differs from *R. atrorubens* Quél. by wider spores and from *R. fragilis* (Pers.: Fr.) Fr. in smaller spores. Spores are similar to *R. poikilochroa*, but our collections differ by the absence of fruity or pelargonium smell and distinctly acrid taste. This taxon was collected also in the Vihorlat Mts. (E Slovakia); it is described and discussed in detail by Adamčik et al. (2006).

***Russula* cf. *sororia* (Fr.) Romell** – One collection from Sovia dolina (SAV F-1607) has completely white cap with rusty spots, which is untypical for *R. sororia*. As characters of spores

as well as other characters fit well to this species, we consider our collection a white form of *R. sororia*. Such a white form has never been described in the literature.

***Russula* cf. *tinctipes* J. Blum ex Bon** – It is a very distinct species with yellow spore print, beautiful bright red cap, mild taste, indistinct pileocystidia without incrustation, and subglobose spores with fine low warts occasionally connected by fine lines. One of our collections from Obyce (SAV F-1387) has all characters similar to the description by Romagnesi (1967), but we observed also distinct incrustation on the base of the pileocystidia. In some collections of *R. tinctipes*, Sarnari (2005) also observed such incrustation, but he treated the presence or absence of such incrustation as included in the variability of the species.

***Russula* cf. *zonatula* Ebbesen & Jul. Schäff.** – The species is described from Denmark and Sarnari (2005) synonymised it with *R. rhodella* E.-J. Gilbert. Our collections from Sovia dolina (SAV F-1008, SAV F-1014) correspond to the description and illustration by Galli (1996) and Pidlich-Aigner (2004), but the cap colour is paler as illustrated by original authors (Schaeffer 1933). Moreover, the species was described from beech forests. According to observations by Juhani Ruotsalainen (pers. comm.), the spores of authentic material are similar to those observed on our collections.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are very grateful to Per Marstad (Norway) who kindly gave us permission to publish the photos of *Russula* species he took during our joint field excursions in Slovak oak forests. Viktor Kučera is acknowledged for accompanying us during the field excursions. The Slovak Grant Agency VEGA (grant no. 02/0140/08 and no. 02/0028/11) supported this study.

REFERENCES

Adamčík S., Ripková S. & Zaliberová M. (2006) Diversity of Russulaceae in the Vihorlatské vrchy Mts. (Slovakia). *Czech Mycol.* **58**: 43-66.

Bon M. (2002) Nouvelles clés des Russules (1). *Doc. mycol.* **32** (1 n 125): 43-64.

Bon M. (2003) Nouvelles clés des Russules (2) (Sous-genres *Tenellula*, *Polychromidia* et *Coccinula*). *Doc. mycol.* **32** (3/4 = n°127/128): 49-67.

Braun-Blanquet J. (1964) Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Ed 3. Springer-Verlag, Wien, New York.

Einhellinger A. (1994) Die Gattung *Russula* in Bayern. *Biblioth. mycol.* **112**: 316 p. J. Cramer, Berlin - Stuttgart.

Galli R. (1996) Le Russule. Edinatura, Milano.

Heilmann-Clausen J., Verbeken A. & Vesterholt J. (1998) The genus *Lactarius*. *Fungi of Northern Europe* **2**. Skive Offset, Oddense.

Knudsen H., Ruotsalainen J. & Vauras J. (2008) *Russula* Pers. In: Knudsen H. & Vesterhold J. (eds), Funga Nordica. Nordswamp, Copenhagen, pp. 107-148.

Kuthan J., Adamčík S., Antonín V. & Terray J. (1999) Huby Národného parku Poloniny - Fungi of the National park Poloniny. Správa národných parkov SR Liptovský Mikuláš, Správa Národného parku Poloniny, Snina, Košice.

Maglocký Š. (2002) Potenciálna prirodzená vegetácia (Potential Natural Vegetation). In: Atlas krajiny Slovenskej republiky (Landscape Atlas of the Slovak Republic). Ministry of Environment of the Slovak Rebublic; Slovak Agency of Environment, Banská Bystrica, pp. 114-115.

Marhold K. & Hindák F. (eds) (1998) Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska. Veda, Bratislava.

Pidlich-Aigner H. (2004) Bemerkenswerte *Russula*-Funde aus Ostösterreich 1. *Österr. Z. Pilzk.* **13**: 39-53.

Romagnesi H. (1967) Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord. Bordas, Paris.

Romagnesi H. (1985) Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord, 2ème ed. Vaduz, J. Cramer.

Sarnari M. (1998) Monografia illustrata del Genere *Russula* in Europa, Vol. 1. A.M.B. Fondazione centro studi micologici, Vicenza.

Sarnari M. (2005) Monografia illustrata del Genere *Russula* in Europa, Vol. 2. A.M.B. Fondazione centro studi micologici, Trento.

Schaeffer J. (1933) *Russula* - monographie. *Annls mycol.* **31**: 305-516.

Stanová V. & Valachovič M. (eds) (2002) Katalóg biotopov Slovenska (Catalog of habitats in Slovakia). Daphne – Inštitút aplikovanej ekológie, Bratislava

Westhoff V. & van der Maarel E. (1978) The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker R.H. (ed.), Classification of plant communities. W. Junk, The Hague, pp. 287-399

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 73-78 (2013)

Lactaires intéressants, méconnus ou nouveaux de la zone méditerranéenne

Maria Teresa Basso

47 Strada per Ligo, I-17038 Villanova d'Albenga (SV), Italie
mykoflora@tiscali.it

Riassunto. – Vengono descritte le raccolte di alcune specie interessanti rinvenute in habitat mediterraneo : *L. sanguineovirescens*, *L. cyanopus*, *L. pseudoscrobiculatus*, *L. mediterraneensis*, *L. purpureobadius*.

Résumé. – L'auteur décrit quelques espèces intéressantes récoltées en milieu méditerranéen : *L. sanguineovirescens*, *L. cyanopus*, *L. pseudoscrobiculatus*, *L. mediterraneensis*, *L. purpureobadius*.

Abstract. – Interesting milkcaps, poorly known or new, of the Mediterranean zone. The author describes some interesting species collected in mediterranean environment : *L. sanguineovirescens*, *L. cyanopus*, *L. pseudoscrobiculatus*, *L. mediterraneensis*, *L. purpureobadius*.

Key words. – *Lactarius sanguineovirescens*, *L. cyanopus*, *L. pseudoscrobiculatus*, *L. mediterraneensis*, *L. purpureobadius*, Italy

INTRODUCTION

Zones de récolte

En Italie: côte surtout tyrrhénienne, à partir de Rome jusqu'à la frontière avec la France, et en Sardaigne. Les études les plus importantes ont été effectuées dans la région de Ligurie, entre Gênes et San Remo.

En France: côte, surtout zone entre Menton et Marseille.

En Espagne: côte, surtout entre Girona et Valencia.

Habitat

Garrigue et maquis, pinède (*Pinus halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*), chênaie (*Quercus suber*, *Q. ilex*, *Q. pubescens*). Aussi bien dans la garrigue (terrain siliceux) que sous le maquis (calcaire), on trouve plusieurs espèces de *Cistus* (*C. albidus*, *C. monspeliensis*, *C. salviifolius*,...) et toutes les autres essences typiques de cet habitat : *Arbutus unedo*, *Spartium junceum*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Phillyrea angustifolia*, *Rhamnus alaternus*,...

Toute la zone de la côte est sujette aux incendies, et la plupart des bois de pins et de chênes sont colonisés, tout de suite après l'incendie, par les cistes et *Erica arborea*. Ensuite, apparaissent aussi *Arbutus unedo*, *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* ; pour voir les premiers pins, il faut attendre beaucoup plus longtemps. J'ai pu observer soigneusement les différentes phases de la colonisation par les arbustes et les arbres et aussi les champignons dans la colline de ma ville, où j'ai l'habitude de me promener très souvent en toutes saisons.

Dans cette zone, pendant l'automne 2002, il y a eu un très grand incendie et j'ai cru que pour y récolter de nouveau des champignons il faudrait attendre plusieurs années, mais j'ai

continué mes promenades car j'étais curieuse de voir si et quand j'y retrouverais des champignons.

Avant l'incendie, il y avait un bois mixte avec *Quercus pubescens*, *Q. ilex*, *Pinus pinaster* et *P. pinea* et, au printemps qui a suivi l'incendie, j'ai vu la poussée des premiers cistes. *Cistus albidus* et *C. salviifolius* sont arrivés presque en même temps, et peu après aussi *Arbutus unedo*. Après seulement quelques mois, j'ai vu les premiers petits arbustes de chênes, mais avec des branches courtes et minces, et les feuilles envahies d'*Oïdium*. Pour les pins, j'ai dû attendre 2009 pour voir les premiers, encore très petits, et pas dans toute la zone comme avant l'incendie.

Toutefois, la mycorhization des pins fut sauvegardée car, à partir de 2005, j'ai récolté la première espèce de la section *Dapetes* : *Lactarius sanguineovirescens* ; puis, à partir de 2006 jusque maintenant, j'ai observé la poussée de *L. deliciosus* et de *L. sanguifluus* var. *violaceus*. En 2005, j'avais récolté aussi les premiers exemplaires de *Lactarius ilicis*, espèce liée aux chênes verts et autres chênes méditerranéens, mais la première espèce qui a colonisé le milieu en 2004 était *L. tesquorum*, lié aux cistes.

ESPECES RECOLTEES

Lactarius sanguineovirescens Fillion (1989) - Figure 1

Note : l'orthographe originale est « sanguineovirescens », mais l'Art.60.9 rend la suppression du trait d'union obligatoire.

Récolte du 17.XI.2005, Percorso verde, Alassio (SV), sous *Erica arborea*, près de *Cistus albidus*, *Myrtus communis*. Leg./det. M.T. Basso, exs. 05111701.

Chapeau gris-ardoise bleuâtre avec le typique aspect glacé des *Dapetes* et *Zonarii*, sur un fond mauve-orange, rose-orange. Le pied est pruineux, lavé de gris-mauve avec des scrobicules orange bien évidents. Chair orange à la coupe, devenant rouge vineux en 5-7 minutes et enfin verdissant totalement.

Spores subglobuleuses à largement ellipsoïdes, 8,0-9,0 (-9,5) × (6,5-) 7,0-7,5 µm, crêtées à subréticulées, crêtes jusqu'à 0,5 µm. Cheilocystides nombreuses, 30-50 × 4,5-7,5 µm, pleurocystides présentes mais assez rares, 40-50 × 7,3-10 µm, subfusiformes, moniliformes. Présence de nombreuses cellules marginales hyalines sphéropédonculées, subclaviformes.

L'espèce la plus proche est *L. pinastri* Romagnesi, décrit en 1980 et qui pourrait bien, pour quelques caractères, être aussi le nom correct pour notre récolte. Les différences, selon les descriptions des auteurs (voir aussi Romagnesi & Fillion 1990), sont données dans le tableau 1.

On peut voir que très peu de différences séparent les deux espèces ; c'est en effet surtout l'absence de pleurocystides qu'il faut noter. Nous n'en avons pas trouvé non plus lors de l'examen du typus de *L. pinastri*.

Dans ma monographie sur les lactaires (Basso, 1999), je n'avais pas proposé une synonymie car j'avais trouvé, en examinant les collections typus, des différences dans l'ornementation sporale, des crêtes plus minces et presque pas de réticulation chez *L. sanguineovirescens*, en plus de la présence des pleurocystides. Par contre, pour l'habitat, la récolte d'Alassio irait plus vers *L. pinastri*, décrit sous *Pinus pinas-*

Tableau 1 – Les différences entre *Lactarius sanguineovirescens* et *L. pinastri*.

Lactarius sanguineovirescens	*Lactarius pinastri*
- Chair rouge carotte sous le cortex, en 5 min. ; rouge sang et pourpre après 15 min.	- Chair rouge carotte, lait rouge carotte vif (mais, dans les observations, Romagnesi (1980) a écrit « Il se caractérise par [...], l'intensité du rougissement de la chair »)
- Spores (7,5-) 8,0-9,0 × (6-) 7,0-7,5 µm, ovoïdes à subglobuleuses, crêtées à subréticulées	- Spores 7,5-9,0 × 6,3-7,7 µm, subglobuleuses, crêtées-réticulées à interrupto-réticulées
- Pleurocystides nombreuses, à contenu noir dans le SBA et paillleté jaunâtre dans l'ammoniaque	- Pas de macrocystides typiques, çà et là grêles latticifères toruleux entre les basides

Figure 1 – *Lactarius sanguineovirescens*.

ter, alors que *L. sanguineovirescens* serait une espèce des *Pinus sylvestris*. Donc, s'agit-il de *Lactarius sanguineovirescens* Fillion (1989) ou de *L. pinastri* Romagnesi (1980) ? Et, surtout, s'agit-il de deux espèces différentes ?

En conclusion, nous avons décidé de nommer provisoirement cette récolte *L. sanguineovirescens* à cause de la présence des pleurocystides à contenu noir en SBA et de l'ornementation sporale. Toutefois, le doute subsiste, car l'ornementation sporale de cette récolte montre que la plupart des spores sont subréticulées ; pourtant, dans la récolte de l'année suivante, elles étaient pour la plupart crêtées, plus proches de celles que nous avions observées et dessinées lors de l'examen du type de *L. sanguineovirescens*. Pour ce qui concerne l'habitat de notre récolte, il serait identique à celui de *L. pinastri*, étant dans une localité où, avant l'incendie, il y avait un bois de *Pinus pinaster* et quelques *P. pinea*, mais pas du tout de *P. sylvestris*. Le rougissement est pareil pour les deux espèces.

R. Fillion cite pour son espèce une réaction assez originale au gaïac . il faudrait vérifier cela sur une prochaine récolte.

J'ai récolté cette espèce pendant deux ans mais plus après, probablement seulement à cause de la sécheresse

En cas de synonymie, le nom correct serait *L. pinastri*, décrit 9 ans avant l'autre taxon.

Lactarius cyanopus Basso (1998, voir aussi 1999)

Chapeau de couleur livide, allant d'ivoire-bleuâtre jusqu'à orangé-bleuâtre (aussi entièrement bleuâtre pâle au début). Pied typiquement bleuâtre. Lames crème livide, crème orangé pâle. Chair bleuâtre dans le chapeau et au moins jusqu'à la moitié du pied, plus bas orange devenant rouge et enfin verdissante.

Spores largement elliptiques, crêtées à subréticulées, 8-9,5 × 7-8 µm. Cheilo- et pleurocystides présentes. Pileipellis typique des sections *Dapetes* et *Zonarii*. Caulipellis avec caulocystides.

Récoltes : les premiers exemplaires sous *Cistus albidus* mais, pas trop loin, il y avait quelques *Pinus halepensis*. Après des recherches, j'ai eu l'information que dans cette zone il y avait eu aussi un bois de pins d'Alep, brûlé lors d'un incendie, une dizaine d'années avant mes récoltes de 1998. En Espagne, on note deux récoltes, une sous *C. albidus* et *P. halepensis*, l'autre seulement sous *P. halepensis*, mais toujours en présence d'*Ampelodesma mauritanica*. Une récolte en Italie du sud sous *P. halepensis* et *C. albidus*. Toujours en terrain calcaire.

Lactarius pseudoscrobiculatus Basso, Neville et Poumarat (2001) – Figure 2

De nombreuses récoltes de cette espèce ont été signalées en région méditerranéenne après la publication en 2001: en France, en Italie et en Espagne, ce n'est sûrement pas une espèce rare : toutefois, elle semble être bien localisée, avec une distribution strictement méditerranéenne : toujours en présence de pins maritimes sur sol acide et dans des sous-bois à bruyères (surtout *Erica arborea*). Malençon et Bertault avaient aussi signalé une récolte de *L. scrobi-*

Figure 2 – *Lactarius pseudoscrobiculatus.*

culatus au Moyen Atlas (par Maire et Werner, en 1937) ; malheureusement, il n'existe pas de matériel d'herbier, mais nous pensons qu'il s'agit probablement de *L. pseudoscrobiculatus*. Donadini avait signalé cette espèce à Porquerolles, toujours sous le nom de *L. scrobiculatus*, espèce liée à l'épicéa. Or, dans cette île, il n'y en a pas.

Cette espèce a un chapeau jaune-rosâtre, visqueux et très barbu vers la marge, où les poils sont agglomérés dans le gélin. Lames subconcolores, stipe avec des scrobicules peu profonds et surtout situés vers la base du pied. Chair pâle à odeur légère de citron, lait blanc, jaunissant rapidement sur les lames et sur la chair. Le lait devient rapidement orange dans le KOH.

Spores largement elliptiques-oblongues, réticulées, ornementwations jusqu'à 0,6 µm Macrocheilocystides absentes, mais présence de nombreuses cellules marginales hyalines utriformes, sphéropédonculées, subclaviformes. Pileipellis typique pour la section, fortement gélifié, ixocutis-ixotrichoderme, mais à la marge on observe aussi de longs faisceaux d'hyphes réunies en paquet

Lactarius mediterraneensis Llistosella & Bellù (1996) – Figure 3

Quand il est bien typique, il ressemble beaucoup à *L. acerrimus*, flexueux et lobé, avec des scrobicules ou des guttules sur le chapeau Quand les scrobicules ne sont pas très évidents et que le chapeau est plus régulier, on peut aussi penser à *L. zonarius*. La couleur du chapeau est presque la même que celle de ces deux espèces, avec des zones et aussi des guttules Ce qui nous aide pour la détermination, c'est le jaunissement du lait et de la chair, plus rapide et évident (jaune de chrome) avec KOH

Spores 9,5-12,5 × 8-9,5 µm, subréticulées à réticulées, ornementation jusqu'à 1 µm (*L. zonarius* 8-9 × 6,2-7,5 µm ; *L. acerrimus* 10-14,5 × 8,5-11 µm, mais il s'agit d'une espèce bisporique !). Basides tétrasporiques. Pileipellis ixocutis-ixotrichoderme très peu gélifié, avec dermatocystides

Lactarius purpureobadius Malençon ex Basso (2009)

C'est une espèce récemment décrite ou mieux validée, après la révision du matériel d'herbier et les fiches de récolte de Malençon et Bertault conservées au Musée de Montpellier (France)

J'avais déjà récolté cette espèce en Sardaigne, la première fois sans garder d'exsiccatum, et, quelques années plus tard, je l'avais revue à l'occasion d'un congrès. Mon collègue mycologue italien Francesco Bellù m'avait aussi demandé mon opinion à propos d'une récolte du 12.XI.2002, toujours en Sardaigne, Morganai, Iglesias (CA), presque identique aux exemplaires que j'avais eus en mains précédemment

Quand j'ai vu le matériel et la description des mycologues français, j'ai compris qu'il

Figure 3 – *Lactarius mediterraneensis.*

s'agissait de la même espèce. Dans le dossier, il y avait la diagnose originale en français et aucun commentaire sur les espèces les plus proches selon Malençon : *L. quietus* ss. Romagnesi, *L. aurantiacus, L. subdulcis* ss. Konrad & Maublanc, *L. ichoratus* ss. Romagnesi (= *L. britannicus* Reid = *L. subsericatus*), *L. fulvissimus* et autres. Je l'ai donc validée avec la diagnose en latin, la description de Malençon & Bertault, en ajoutant mes commentaires sur les différences avec les espèces les plus proches (Basso 2009).

Typus : récolte 3529 du 4.XII.1959, Tanakob, leg. Malençon & Bertault.

Trois récoltes sont conservées en herbier et trois dossiers avec les planches d'aquarelle, les dessins de la microscopie et les notes et commentaires. Tout le matériel, planches en couleur, dessins, textes, échantillon d'herbier, est conservé au Musée de Montpellier.

L. purpureobadius a un chapeau brun-rouge-pourpre foncé ; le lait est blanc mais devient jaune sur papier en +/- 15 minutes. Spores subglobuleuses à largement elliptiques, subréticulées à réticulées, crêtes jusqu'à 0,5 µm. Pileipellis subtrichodermique, non différencié, avec des hyphes filamenteuses et seulement quelques articles terminaux un peu plus renflés. Macrocystides présentes, aussi bien cheilo- que pleurocystides, subfusiformes, atténuées ou étranglées au sommet. Habitat sous *Quercus suber, Q. ilex*

L. fulvissimus a le lait blanc immuable, une couleur plus orangée, des spores crêtées-subréticulées, à crêtes jusqu'à 1 µm ; son habitat : sous *Castanea, Carpinus, Corylus.*

L. atlanticus, L. serifluus et *L. subumbonatus* ont le lait aqueux immuable, un pileipellis différent (pseudoparenchymatique), pas de cystides mais seulement des cellules marginales, des spores crêtées-subréticulées.

L. cremor et *L. camphoratus* ont un lait blanchâtre-opalescent immuable, un pileipellis différent (pseudoparenchymatique).

L. britannicus en diffère par ses spores subglobuleuses, verruqueuses ou légèrement subcrêtées, un pileipellis différent, un subpellis pseudoparenchymatique, un habitat en hêtraie.

REMERCIEMENTS

Je remercie beaucoup André Fraiture et tous les amis de l'Association des Mycologues Francophones de Belgique qui m'ont aimablement invitée à participer à cet important congrès et qui m'ont accompagnée tout au long de celui-ci. Un grand merci à l'ami Paul Pirot pour la révision et correction de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

Basso M.T. 1998. *Lactarius cyanopus*, une nouvelle espèce de la sect. *Dapetes* Fries. *Bull. trimest Soc. mycol. France* **114** (4): 67

Basso M.T. 1999. Description et étude de *Lactarius cyanopus* Basso. *Bull. trimest. Soc. mycol France* **115** (1): 57-64

Basso M.T. 1999. *Lactarius* Pers. *Fungi Europaei* **7**. Mykoflora, Alassio, 845 p.

Basso M.T. 2001. Contributo allo studio dei *Lactarius* mediterranei : *Lactarius cyanopus* e *L. pseudoscrobiculatus*. *Micol. Veg. medit.* **XVI** (2): 97-104.

Basso M.T. 2009. Revisione "Lactaires du Maroc". In : Maire J.-Cl., Moreau P.-A. & Robich G. (eds), Compléments à la Flore des champignons supérieurs du Maroc de G. Malençon et R. Bertault. Confédération Européenne de Mycologie Méditerranéenne (CEMM), pp. 653-688.

Basso M.T., Neville P., Poumarat S. 2001. Une nouvelle espèce de *Lactarius* de la sous-section *Scrobiculati* Hesler & A.H. Smith : *Lactarius pseudoscrobiculatus* Basso, Neville & Poumarat *sp. nov. Bull. semest. FAMM*, N.S. **19**: 13-20 + photos pp. 1 et 3.

Fillion R. 1989. Un nouveau Lactaire du groupe *Dapetes* découvert dans la région de Clarafond, *Lactarius sanguineo-virescens*. *Bull. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie* **113**: 20-22.

Llistosella J. & Bellù F. 1996. *Lactarius mediterraneensis*, a new species from the Mediterranean region. *Mycotaxon* **57**: 175-186.

Romagnesi H. 1980. Quelques espèces rares ou nouvelles de macromycètes, VIII – Russulacées (1). *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **96** (3): 307-314.

Romagnesi H. & Fillion R. 1990. A propos de *Lactarius sanguineo-virescens* Fillion. *Bull. Féd. mycol. Dauphiné-Savoie* **116**: 35.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 79-81 (2013)

Une petite russule peu connue : *Russula arpalices* Sarnari

Licia Alpago Novello

17 Via Unità d'Italia, I-37132 Verona, Italie
http://licia-alpago.polettini.net

Résumé. – A la lumière de plusieurs récoltes récentes, les caractères les plus frappants de cette russule sont analysés.

Abstract. A small, poorly known russula: *Russula arpalices* Sarnari. Based on several recent collections, the most striking characters of this russula are analysed.

Key words. – *Russula arpalices*, Italy

INTRODUCTION

R. arpalices Sarnari appartient au sous-genre *Russula*, sect. *Tenellae* (Quél.) Sarnari, sous-section *Rhodellinae* (Romagn.) Bon. Il s'agit d'une espèce assez rare, pas facile à découvrir à cause de sa taille modeste et surtout parce qu'elle se cache dans l'herbe et parmi les racines des peupliers (*Populus tremula*), son habitat typique. C'est mon ami, Mauro Sarnari, qui a décrit pour la première fois cette nouvelle espèce (Sarnari 1994). Le lieu de récolte se trouve à Valpiana (750 m), sur la rive gauche du fleuve Piave (province de Belluno - Italie), près de ma maison de montagne.

Je me souviens très bien de l'après-midi au cours de laquelle mon fils Nicola Polettini lui a présenté cette récolte. Généralement Mauro prononçait tout de suite son diagnostic mais cette fois il a voulu regarder les spores au microscope avec son procédé très rapide: il appuyait du scotch sur les lamelles et il regardait sans utiliser de lame couvre-objet. Il nous a dit que cette russule était intéressante, que c'était peut-être une nouvelle espèce et qu'il devait l'étudier.

Quelques mois plus tard il m'a écrit et j'ai appris avec joie qu'il s'agissait vraiment d'une nouvelle espèce, qu'il m'avait dédiée et qui portait mon nom. Tout le monde m'appelle Licia mais sur la carte d'identité mon prénom est Arpalice, le prénom de ma grand-mère. J'ai pu en lire la diagnose latine et la description tant macro- que microscopique.

La publication du deuxième tome de sa Monographie – Genere russula in Europa (Sarnari 2005) – a fait connaître cette espèce mais, depuis sa maladie, personne ne l'avait plus retrouvée. Je pensais à une espèce fantôme et j'ai commencé à la chercher partout, surtout à Valpiana, où je suis retournée et où j'ai visité souvent, mais en vain, la station de la première récolte.

C'est seulement en 2002, presque dix ans après, que j'ai cueilli avec Michelin e Moron les premières petites russules - des *Tenellae* sans doute - à cause d'un jaunissement évident. Mais nous avions des doutes : les couleurs plus pâles, la taille plus petite, l'habitat sous peupliers ne semblaient pas correspondre exactement à la description originale mais la microscopie correspondait bien.

Sarnari n'a cueilli cette espèce qu'une seule fois et nous avons pu constater - après nos nombreuses récoltes - que surtout la couleur était très variable en fonction des conditions météorologiques (sécheresse surtout) et que la taille pouvait être plus ou moins petite d'une saison à l'autre. Quant à l'habitat, Sarnari (1994) parlait de hêtre avec la présence de jeunes peupliers ; maintenant nous pouvons affirmer avec certitude, grâce à de nombreuses récoltes, que *R. arpalices* a une préférence pour les peupliers. Deux fois j'ai trouvé aussi, dans la même station, *R. terenopus* qui fréquente ce même habitat. On trouvera d'autres descriptions de cette espèce dans Moron et al. (2003) et Alpago-Novello (2006).

DESCRIPTION

Taille petite, 2-6 cm, chapeau parfois irrégulier, aplati ou à peine déprimé, à marge très arrondie, charnue, à peine cannelée chez les carpophores plus mûrs. Cuticule présentant soit des couleurs rose pâle ou ocre cuivré, soit des nuances rouges plus foncées surtout au centre (Fig. 1-2). Si la saison est sèche, les exemplaires les plus petits sont décolorés avec des zones jaunes nettes. Lamelles fragiles, très espacées dès la jeunesse, tachées de jaune et de rouille dans les parties manipulées. Stipe claviforme, quelquefois courbé, jaunissant surtout à la base avec de nettes taches ochracées s'étendant souvent à tout le stipe dans la vieillesse

Figure 1 – *Russula arpalices* Sarnari

Figure 2 – *Russula arpalices* Sarnari

Chair douce à odeur fruitée (ou de pelargonium), surtout au moment de la récolte, si l'on dispose de plusieurs exemplaires jeunes, mais qui disparaît chez les vieux exemplaires. Réaction positive au Gaiac, pratiquement nulle au sulfate de fer 10%. Sporée ocre foncé IIIc–IIId du Code Romagnesi, 12-13 du Code Dagron. C'est Christian Dagron lui-même qui m'a donné son Code, lorsque nous herborisions ensemble chez Sarnari à Orbetello, et je m'en sers souvent.

Spores obovoïdes, allongées, de 7-9 × 6-7 µm, un peu réticulées avec des crêtes plus ou moins marquées, pas complètement amyloïdes. Pileipellis avec des dermatocystides monoseptées ou multiseptées (5-6 septa), avec des éléments dilatés, non incrustées après traitement à la Fuchsine phénolique. Poils flexueux à extrémité obtuse ou brusquement atténués en appendice.

Récoltes – Tous les ans, de 2002 à 2008, toujours dans la même station à Valpiana (prov. Belluno, Italie), avec des peupliers, surtout au mois de juillet (une seule fois en septembre), souvent plusieurs exemplaires, jusqu'à 15 – legit Licia Alpago-Novello, Luciano Michelin, Angelo Moron (qui conserve dans son herbier de nombreux exsiccata).

OBSERVATIONS ET COMPARAISONS

Les caractères les plus évidents pour déterminer *R. arpalices* sont la taille souvent petite, les lames espacées, la marge charnue, le jaunissement très fort du stipe avec des taches ocre, la réaction négative au sulfate de fer, tout à fait particulière et rappellant celle de *R. cyanoxantha*.

On pourrait confondre *R. arpalices* avec *R. convivialis* Sarnari, une autre petite et rare espèce du centre de l'Italie, dont les couleurs sont très proches, mais dont le stipe ne jaunit presque pas et surtout dont l'habitat sous chênes (qui n'existent pas dans mes lieux de récolte) est différent. Donelli a décrit *R. fluxicolor*, autre espèce semblable mais, après avoir examiné *R. arpalices*, il a affirmé qu'il s'agissait de deux espèces différentes, surtout à cause de l'odeur fruitée, des lames espacées et de la réaction nulle au sulfate de fer.

Plus récemment, lors des Journées de la Confédération Européenne de Mycologie Méditerranéenne, à Bragance au Portugal, j'ai trouvé une autre russule très proche de *R. arpalices* et de *R. terenopus* à cause d'un jaunissement évident et de son habitat le long d'un torrent sous des peupliers. Les couleurs étaient d'un rouge très marqué et la taille un peu plus grande. Malheureusement, je n'ai pas eu la possibilité de l'étudier sérieusement ; au Congrès, sur la fiche de détermination, j'ai indiqué *R. terenopus* mais ce n'est probablement pas correct. Il faut, pour examiner les exsiccata, en faire la demande à Madame Marisa Castro. A la maison, Moron et moi en avons fait la microscopie qui semble plus proche de *R. arpalices* que de *R. terenopus*, mais la récolte ne correspond exactement ni à l'une ni à l'autre de ces espèces. Est-ce une forme, une nouvelle espèce ou plus simplement s'agit-il de la variabilité de l'espèce ? La postérité jugera.

BIBLIOGRAPHIE

Alpago-Novello L. (2006) Funghi rari e poco noti della Sinistra Piave in Valbelluna. Verona, Ed. dall'Autore, 272 p.

Moron A., Alpago-Novello A. & Michelin L. ("2003", publ. 2005) Considerazioni su alcune specie di Tenellae. *Boll. Gruppo micol. G. Bresadola (Trento)*, N.S. **46** (3): 33-56.

Sarnari M. (1994) *Russula* nuove o interessanti dell'Italia centrale e mediterranea – XXIV Contributo. *Boll. Assoc. Micol. Ecol. Romana* **30/31**: 8-13.

Sarnari M. (2005) Monografia illustrata del Genere *Russula* in Europa, Tomo secondo. Assoc. micol. G. Bresadola, Trento, pp. 801-1568.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 82-90 (2013)

The concept of "taxa" in some non-mycorrhizal Russulales

Ronald H. Petersen & Karen W. Hughes[1]

[1] Ecology & Evolutionary Biology, University of Tennessee, Knoxville, TN 37996-1100 USA
repete@utk.edu

Abstract. – A few genera, notably *Russula* and *Lactarius*, appear as the most attractive and conspicuous elements of the Russulales in the field, and are known to produce mycorrhizal associations with tree roots. Far more numerous, however, are less conspicuous, non-mycorrhizal Russulales. Of these, some species which can be cultured, can participate in pairing experiments and can be investigated molecularly in order to understand their life-cycles more completely. For this paper, examples from *Lentinellus*, *Artomyces* (= *Clavicorona*) and *Auriscalpium* are used to test "species concepts" and to show disjunctive, intercontinental distribution patterns.

Résumé. – Le concept de « taxa » chez quelques Russulales non-mycorrhiziques. Quelques genres, en particulier *Russula* et *Lactarius*, constituent les éléments les plus visibles et les plus attractifs des Russulales sur le terrain, et sont connus pour produire des associations mycorrhiziques avec les racines des arbres. Cependant, les Russulales non-mycorrhiziques sont moins visibles et beaucoup plus nombreuses. Parmi celles-ci, quelques espèces qui peuvent être cultivées peuvent être incluses dans des expériences d'appariement et peuvent être étudiées de façon moléculaire de façon à comprendre plus complètement leur cycle de vie. Pour cet article, des exemples venant des genres *Lentinellus*, *Artomyces* (= *Clavicorona*) et *Auriscalpium* sont utilisés pour tester le « concept d'espèce » et pour montrer des distributions intercontinentales disjonctives [résumé ajouté par l'éditeur].

Key words. – *Lentinellus*, *Artomyces*, *Clavicorona*, *Auriscalpium*, life-cycle, species-concept, distribution pattern

INTRODUCTION

Much progress has been made in the circumscription of the Russulales as a large clade within the Agaricomycetidae (Larsson & Larsson 2003, Miller et al. 2006). Two genera, *Russula* and *Lactarius*, are most widely studied. Basidiomata are often colorful, conspicuous and in some cases, edible and choice. Indeed, members of these genera are commonly ectomycorrhizal with tree roots and therefore also important to the health of forest ecosystems. An index of this popularity may be the pages devoted to these two genera in this volume.

Taxa not included but closely related to *Russula* and *Lactarius*, however, are much more numerous and usually exhibit a non-mycorrhizal habit. These taxa are usually wood-rotters, litter-decomposers or strobilicolous. They are less conspicuous in the field and often evade attention, but they exhibit several traits which make them more attractive as laboratory organisms than their more conspicuous relatives. Especially important is their ability to grow *in vitro*, either from tissue or from germination of individual basidiospores. This advantage allows addition of a third character suite, sexual compatibility, to the two character suites applicable to agaricoid members, namely morphological investigations and molecular analyses. Sexual compatibility experiments within and between continental populations allow a pre-

liminary evaluation of the "biological species concept" within members of the Russulales.

As with other taxonomic groups, molecular analysis allows investigation of the putative taxonomic congruence of classical names across intercontinental ranges. Traditionally, American mycologists applied names originated in Euro-Scandia to American taxa which apparently closely resembled their European counterparts. Fries, Persoon, Bulliard, Schaeffer and Scopoli appear commonly (within parentheses) as authors of "American" fungi. Morphological observations, however, were carried out only sufficiently to confirm identifications, even though some characters (i.e. color, stature, spore dimensions, shape of cystidia, etc.) were known to differ (presumably "within species variability"). Now, through comparison of fundamental genetic material (i.e. DNA sequences), it is possible to detect the extent of such differences and to more closely approximate the relationships of intercontinental fungi.

For this paper, we have selected examples from *Lentinellus* (pleurotoid or agaricoid), *Artomyces* (= *Clavicorona*; clavarioid) and *Auriscalpium* (hydnoid) to illustrate how modern systematics can be applied to some Russulales. In all cases, widespread collecting has been undertaken, *in vitro* culture of single-basidiospore isolates (SBI) has been accomplished, and DNA sequences (nrITS) have been aligned and analyzed. Added to our own work has been that of several graduate students and numerous unsung undergraduate student employees.

MATERIAL AND METHODS

Collection of fresh basidiomata conformed to the typical activities of field mycologists: notes on ephemeral characters (i.e. color, odor, taste, etc.) were compiled, the specimen photographed, portions of basidiomata were suspended to produce a spore print either on agar or on aluminum foil for later dilution, tissue was preserved for DNA extraction in silica gel, and the specimen was dried over warm air.

Basidiospores were allowed to germinate on malt extract agar (MEA) and germinating single-basidiospore isolates (SBIs) were excised with a sharpened dental pick. Typically, a putative dikaryon was harvested by excision of many germinating basidiospores, germlings of which were allowed to overgrow and anastomose. Dikaryon cultures and SBIs are maintained in separate collections ("CUL-TENN"). Cultures, photos, notes and specimen all receive a single "field number," and the specimen is accessioned into TENN under a unique herbarium number. Data are available at http://tenn.bio.utk.edu/fungus/fungus.shtml.

DNAs were extracted by grinding a dried tissue sample in a small volume of sterile sand at room temperature until powdered. The sample was added to 750 µL Carlson lysis buffer (Carlson et al. 1991), vortexed for 5s and heated at 74°C for 30 mins with brief vortexing at 15 and 30 mins. The sample was centrifuged to precipitate sand and cell debris and the supernatant was mixed with an equal volume of 24:1 chloroform-isoamyl alcohol. Following centrifugation, the top layer containing DNA was removed and an equal volume of isopropanol added to precipitate DNA. Following centrifugation, the DNA pellet was washed with 80% ice cold ETOH and resuspended in 100 µL sterile TE buffer. The ITS region of the ribosomal RNA repeat was PCR amplified. Primers for PCR amplification were ITS1F (Bruns & Gardes 1993) and ITS4 (White et al. 1990). Primers for sequencing were ITS5 (White et al. 1990) and ITS4. Cloning was carried out using Promega's pGEM-T easy kit and M109 Competent cells according to manufacturer's directions (Promega Corporation, 2800 Woods Hollow Road, Madison, WI 53711 USA)

In order to calculate maximum and minimum base-pair differences between two data sets (clades) a distance matrix was calculated using the "distance" program in GCG (GCG 2000) with "uncorrected distance." Most-different and least-different pairs of sequences were identified from the distance matrix and percent base-pair differences were calculated manually from the aligned and trimmed pairs of sequences. Each base pair in an indel was counted as a difference. Maximum parsimony was performed using PAUP* (Swofford 2002). Characters were unordered and weighted equally. The number of trees retained was limited to 1000; multistate taxa were interpreted as uncertainty; starting trees were obtained via stepwise addition; addition sequence = furthest; the number of trees held at each step during stepwise addition = 1; the branch-swapping algorithm was a tree-bisection-reconnection (TBR); the steepest descent option was not in

effect. One-thousand bootstrap replicates were performed.

RESULTS

Lentinellus

Lentinellus may be the most speciose genus of the three included here. Generic structures, while often reduced in size, are typical of the Russulales: ornamented, amyloid basidiospores, gloeoplerous hyphae and gloeocystidia, and common acrid taste of basidiomata. Ecological niche is as wood rotters and basidiomata can be pseudostipitate (*L. castoreus*, etc.), pleurotoid (*L. ursinus*, etc.) or stipitate (*L. micheneri*, etc.). Taxa of the genus are found on most continents, and our own collections have been gathered almost worldwide (with the glaring exception of Africa).

Lentinellus castoreus – Basidiomata of *L. castoreus* exhibit close lamellae, pseudostipitate stature and an interesting anesthetic effect as taste. Petersen & Hughes (2004: 36) performed pairing experiments with SBIs of the species (including f. *galeiformis* with more widely spaced lamellae and more pleurotoid attachment to substratum) and showed sexual intercompatibility among European, American, Asian and Antipodal collections, thus demonstrating that the morphological taxon was coherent in a single "biological species" (Petersen & Hughes 2004: 30). A phylogeny based on nrITS sequences resolved at least six moderately to strongly supported clades within the species (Hughes & Petersen 2004). Major clades were also geographically distinct, with Europe, southeastern United States and Central/South America as major clades, and subclades from California, Florida and the Antipodes. In the face of universal sexual compatibility and morphological indistinguishability, the clades were accepted as infraspecific (Petersen & Hughes 2004: 255). Form *galeiformis* was embedded within the Central/South American clade, although it was clearly distinguishable morphologically. The usefulness of sexual intercompatibility is open to question (see Discussion below), but it is clear that some phylogeographic molecular divergence exists, perhaps reflecting the time periods of reproductive isolation.

Lentinellus ursinus – An equally widespread species is *L. ursinus*. Although basidiome color is variable, diagnostic taxonomic characters include pleurotoid basidiomata with widely spaced lamellae, hispid pileus surface, unpleasantly acrid taste, common amyloid, *bosselées* skeletal hyphae and production of asexual propagules in culture. A form *robustus* was based on unusually robust basidiomata with strong aromatic odor and coarsely ridged pileus surface. This form superficially resembled *L. vulpinus*, but when SBIs of the two taxa were paired, total sexual interINcompatibility resulted, and the two taxa were clearly separated on phylogenies. Form *robustus*, furthermore, produced asexual propagules ("conidia") in cultures just as did *L. ursinus*.

Pairing experiments among SBIs of numerous worldwide collections (including f. *robustus*), while variable in percent compatibility (75-100%), showed a single "biological species" (Petersen & Hughes 2004: 143-144). An nrITS-based phylogeny (including several sequences of f. *robustus*) resolved two major clades, but with some geographic complications (Petersen & Hughes 2004: 257). One major clade included seven collections from western Europe (including western Russia) and one sequence from South Carolina, while the second major clade was composed of four sequences from scattered collections (eastern and western Russia, Sweden, Idaho), and a large clade containing only New World collections, with a small subclade of two sequences from Mexico. Thus, at least some phylogeographic signal could be detected, albeit imperfect.

Stipitate *Lentinellus* – Over a period of years, collections of small, stipitate *Lentinellus* taxa were amassed, supported by both monokaryotic and dikaryotic cultures. As a preliminary assay, a universal pairing experiment using 11 groups of SBIs was performed. The result was detection of three intercompatible clusters of genetically isolated "taxa," each representing a single "biological species." Two were identified as *L. micheneri* (= *L. omphalodes*) and *L. flabelliformis*, but the third appeared unnamed. Phylogenies based on nrITS sequences showed each of the putative taxa to be internally nearly non-divergent, but each taxon formed its own clade. The third clade was described as an endemic to the southern Appalachian Mountains.

L. subaustralis. A single anomalous collection from eastern Austria did not appear in any of the three established clades, and while similar to *L. flabelliformis*, is not that species. It remains unidentified.

A comprehensive unrooted nrITS phylogeny of the entire genus indicated a large monophyletic clade in which all branches were complex (Petersen & Hughes 2004: 253). On this branch were *L. ursinus* and *L. castoreus*, both complexes of several variant collections, *L. perstrictifolius* and *L. pulvinulus*, each represented by a single collection, and several similar taxa, *L. micheneri*, *L. flabelliformis*, *L. subaustralis* (the three stipitate species), *L. novae-zelandiae*, *L. montanus* and *L. cystidiosus*. Although these are as closely related as infraspecific sequences of *L. castoreus* or *L. ursinus*, the former six seem to be reproductively isolated (but *L. novae-zelandiae*, *L. montanus* and *L. cystidiosus* poorly represented).

Artomyces

A more popular name for this assemblage, albeit incorrect, is *Clavicorona*, but as shown by Lickey (Lickey et al. 2002), the type species of *Clavicorona*, *C. taxophila* (see Doty 1947), is quite distinct from the taxa with xylophilous, branched basidiomata. In fact, *C. taxophila* is related to omphalinoid agarics (i.e. *Omphalina*, *Gerronema*, *Chrysomphalina*, etc.). The result is that a little-known generic name, *Artomyces* Jülich (1981), must be applied to most species formerly placed in *Clavicorona*, including the widespread *A. pyxidatus*. Over a thirty year period, graduate students in our laboratory have investigated *Artomyces* and particularly *A. pyxidatus* (mostly as *Clavicorona*), found throughout the Northern Hemisphere and quite common in the southern Appalachian Mountains. Dodd's (1970, 1972) work was strictly morphological, while Wu (1991) and Wu et al. (1995) employed isozyme profiles and RFLPs to explore the genus further. Tieken (2002) investigated numerous local populations to assay the level of in- and outbreeding in *A. pyxidatus*. For purposes of this paper, two interesting conclusions have resulted.

Working with cultures and herbarium material of worldwide taxa, Lickey (Lickey et al. 2003) produced an ITS-based phylogeny of the genus. This phylogeny revealed "species pairs" (Lickey et al. 2003: figs 3, 4) most of which consisted of a pair of widely disjunct species. For the most part, one member of most pairs was found on South Pacific landmasses, chiefly Australia and New Zealand, while the other member occurred in South and/or North America. This relationship may be Gondwanan, for the American member seems to be in temperate areas rather than the more northern tropics. Using these results, the South Pacific region seems especially speciose for taxa of *Artomyces*. *Artomyces pyxidatus* appears as the most widely distributed species.

After ascertaining that sexual intercompatibility among many populations of *A. pyxidatus* represented a single "biological species", Lickey (2002) and Lickey et al. (2003) presented a preliminary ITS-based phylogeny of *A. pyxidatus* (with outgroup as *A. microsporus* Wu & Petersen 1992), which suggested an American-Eurasian divergence. This divergence was estimated at 4.03% - 4.46%. Adding more sequences from additional voucher material has led to the revised phylogeny in figure 1. Notably, the two Chinese collections, while part of the Eurasian clade, appear as independent branches.

Auriscalpium

Compared to *Lentinellus* and *Artomyces*, our work on *Auriscalpium* has been minimal. Collections are relatively rare, a function of a strobilicolous substratum (*A. villipes* is not so) and often late autumn phenology. Furthermore, once collections have been made, spore prints are difficult to produce, so pairing experiments are limited. Nonetheless, when SBIs are self-crossed, *A. vulgare* exhibits a tetrapolar mating system (Petersen & Wu 1991) and when intercollection pairings are performed, all collections of *A. vulgare* are intercompatible, indicating a single strobilicolous "biological species" (Petersen & Cifuentes 1994). Using sequences at hand, a phylogeny of *A. vulgare* has been produced (fig. 2), which indicates a typical European-American divergence within the species. As is often the case, the single Chinese collection, although sexually compatible with others, is molecularly rather independent (Lickey et al. 2003)

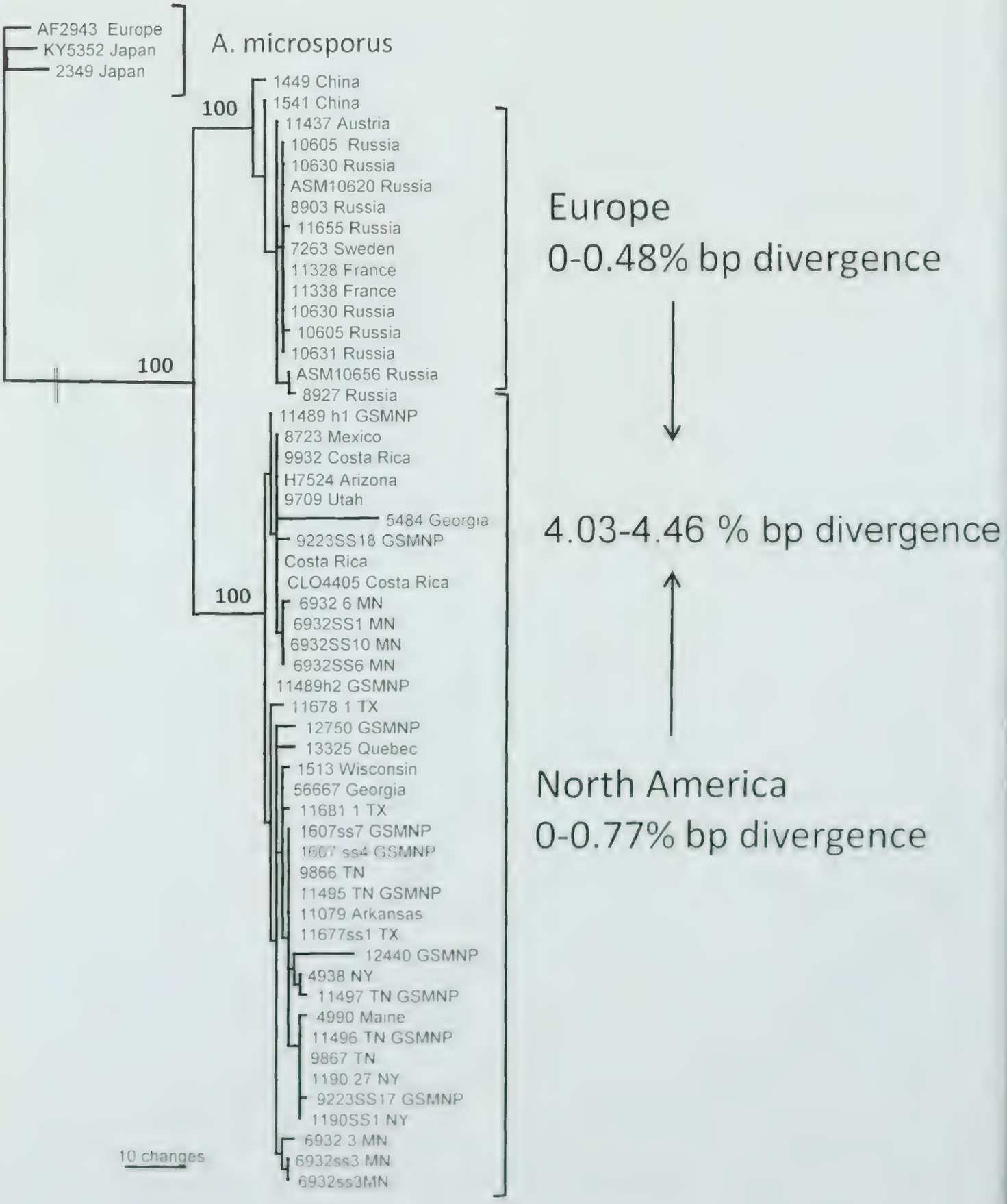


Figure 1 – nrITS-based phylogeny of *Artomyces pyxidatus*, showing the American-Eurasian divergence. The tree is one of 469 equally parsimonious trees of length 189. Bootstrap support is given to the left of the supported node

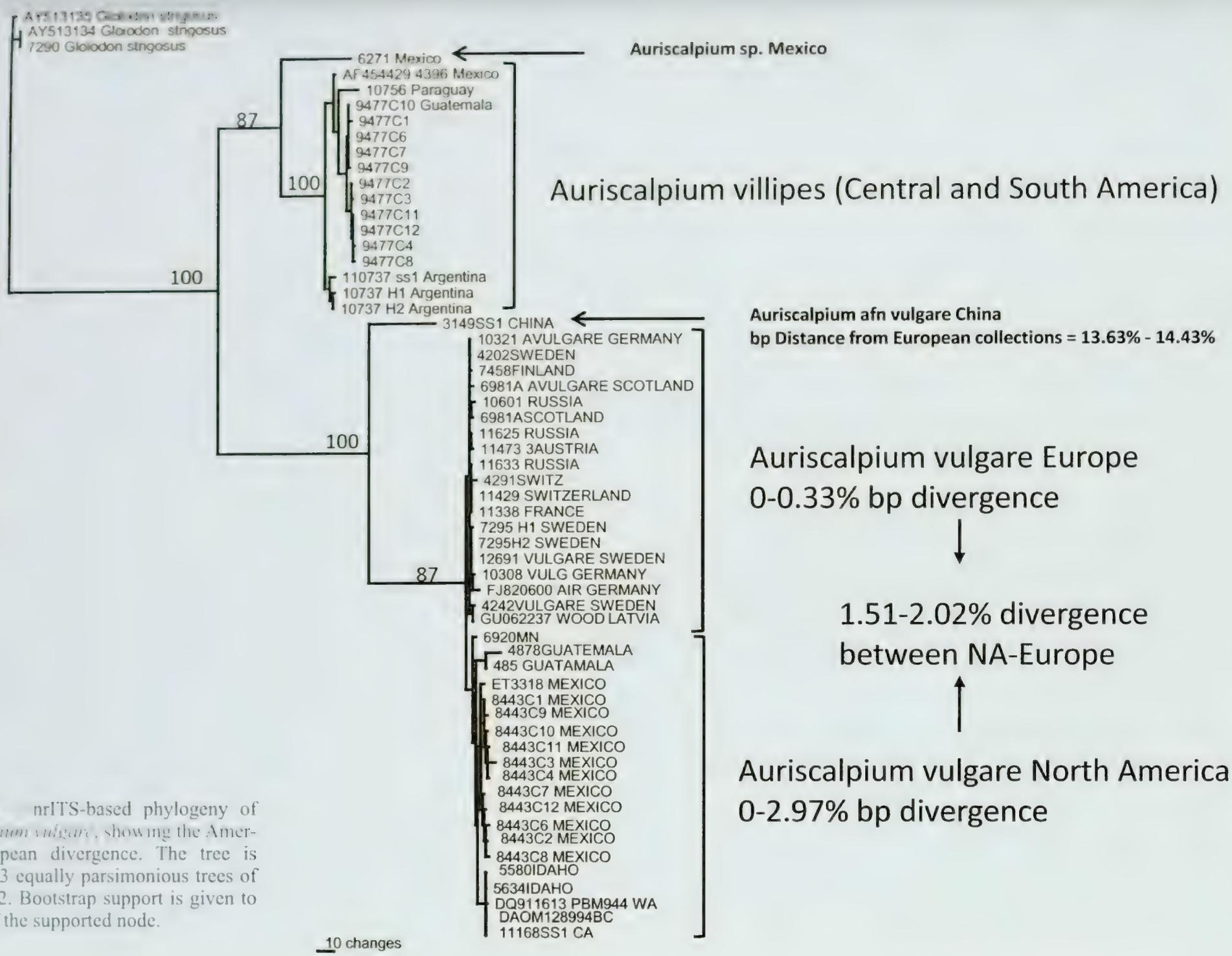


Figure 2 nrITS-based phylogeny of *Auriscalpium vulgare*, showing the American-European divergence. The tree is one of 173 equally parsimonious trees of length 562. Bootstrap support is given to the left of the supported node.

DISCUSSION

The occurrence of separable Eurasian and American clades in phylogenies of *Artomyces pyxidatus* and *Auriscalpium vulgare* mirrors results from our laboratory on numerous other non-Russulales "species" of Homobasidiomycetes. A brief list includes *Panellus stypticus* (Jin et al. 2001a, b), *Lentinus tigrinus* (Grand 2004, Grand et al. 2010), *Gymnopus* (several taxa; Mata et al. 2007), *Flammulina* (Hughes et al. 1999) and *Megacollybia* (Hughes et al. 2008).

In *Artomyces pyxidatus*, a 4% sequence divergence between Eurasian and American clades (fig. 1) might suggest some taxo-nomenclatural recognition (i.e. separate forms, varieties or species), especially with 3% divergence having been suggested as a lower limit on which to base species (Hughes et al. 2009). But with basidiomata exhibiting minimal morphological variation and with worldwide SBIs retaining sexual intercompatibility, there is a reluctance to give names and ranks based solely on such a percent divergence.

Based on previous work in our lab on numerous genera of decomposer agarics and related forms, we have concluded that the gene(s) for sexual recognition and/or compatibility are strongly conserved. Macro- and micromorphological differences and some molecular divergences may occur among scattered populations of a "single taxon", but such populations usually retain their ability to recognize and anastomose *in vitro*. This discrepancy (i.e. morphological and/or molecular divergence in the face of sexual intercompatibility) raises the issue of application of nomenclatural ranks and the taxonomic characters on which they are to be based.

Little argument can be made against recognizing reproductively isolated populations (i.e. inability to interbreed or even inability of interbreeding populations to produce viable offspring), even as "cryptic species" (see results in stipitate *Lentinellus* above) and morphological distinctions have traditionally been used to diagnose taxa, often at species rank. Molecular or phylogeographic divergence alone, however, has yet to be used as the sole, or chief, character on which to base taxa, even "cryptic species" (but see Hibbett 2010, Matheny & Bougher 2006, Vellinga 2001).

Because of the conserved nature of the mating and compatibility genes, the use of positive pairing results may not reflect "taxonomic truth." That is, positive sexual compatibility may not be an adequate index on which to base taxonomic decisions, for mere compatibility is no set index of length of chronological separation or divergence of other character suites (morphology, DNA mutations). Incompatibility, conversely, appears to be a significant factor pointing toward reproductive isolation, inevitably a precursor (or trailing indicator) of speciation.

That pairing experiments can be used to differentiate sexually coherent taxa within a large number of morphologically similar collections can be seen in the stipitate *Lentinellus* taxa. In this complex, three distinct taxa, *L. micheneri*, *L. flabelliformis* and *L. subaustralis*, were recognized as coherent, reproductively cohesive taxa, and nrITS phylogenies supported this conclusion.

Our work with the taxa summarized here, as well as with *Xerula* (Petersen & Nagasawa 2005, Petersen & Hughes 2010), *Megacollybia* (Hughes et al. 2008) and *Flammulina* (Hughes et al. 1999), indicates that careful investigation of Eurasian-North American disjunct fungi will be taxonomically profitable. There seem to be numerous fungi passing under names originated in Europe or America which show distinct molecular intercontinental separation. When carefully reassessed (especially microscopically, but often macroscopically as well) they are separable using these criteria as well. Temperate China, the Korean Peninsula, far eastern Russia (Primorsky Region), temperate Japan and Kamchatka Peninsula represent a different biogeographical domain and will be fruitful collecting grounds.

REFERENCES

Bruns T.D. & Gardes M. (1993) Molecular tools for the identification of ectomycorrhizal fungi taxon-specific oligonucleotide probes for suilloid fungi. *Molec. Ecol.* **2** (4): 233-242.

Carlson J.E., Tulsieram L.K., Glaubitz, J.C., Luk V.M.K., Kauffeldt C. & Rutledge R. (1991) Segregation of random amplified DNA markers in F1 progeny of conifers. *Theor. appl. Genet* **83**: 194-200.

Dodd J.L. (1970) The genus *Clavicorona*, with em-

phasis on North American species. Ph.D. Dissertation, Univ. Tennessee, Knoxville, 71 p.

Dodd J.L. (1972) The genus *Clavicorona*. *Mycologia* **64**: 737-773.

Doty M.S. (1947) *Clavicorona*, a new genus among clavarioid fungi. *Lloydia* **10**: 38-44.

GCG (2000) Wisconsin Package, Version 10.3. San Diego, California, Accelrys Inc.

Grand E.A. (2004) Systematics and species concepts in the genera *Lentinus* Fr. and *Panus* Fr., with emphasis on the *Lentinus tigrinus*, *L. crinitus* and *Panus lecomtei* complexes. PhD Dissertation, ined. Univ. Tennessee, Knoxville.

Grand E.A., Hughes K.W. & Petersen R.H. (2011) Relationships within *Lentinus* subg. *Lentinus* (Polyporales, Agaricomycetes), with emphasis on sect. *Lentinus* and *Tigrini*. *Mycol. Progr.* **10** (4): 399-413.

Hibett D.S. (2010) Knowing and growing the fungal tree of life. Plenary, IMC9 Edinburgh, programme (abstract).

Hughes K.W., McGhee L.L., Methven A.S., Johnson J.E. & Petersen R.H. (1999) Patterns of geographic speciation in the genus *Flammulina* based on sequences of the ribosomal ITS and LSU regions. *Mycol. Res.* **105**: 164-172.

Hughes K.W. & Petersen R.H. (2004) A phylogenetic reconstruction of the genus *Lenitnellus*. *Biblioth. mycol.* **198**: 249-268.

Hughes K.W., Petersen R.H. & Lickey E.B. (2009) Using heterozygosity to estimate a percentage DNA sequence similarity for environmental species' delimitation across basidiomycete fungi. *New Phytol.* **182**: 795-798.

Hughes K.W., Petersen R.H., Mata J.L., Psurtseva N.V., Kovalenko A.E., Morozova O.V., Lickey E.B., Cifuentes-Blanco J., Lewis D.P., Nagasawa E., Halling R.E., Takehashi S., Aime M.C., Bau T. & Henkel T. (2007 "2008") *Megacollybia* (Agaricales). *Rep. Tottori Mycol. Inst.* **45**: 1-57.

Jin J.-K., Hughes K.W. & Petersen R.H. (2001a) Phylogenetic relationships of *Panellus* (Agaricales) and related species based on morphology and ribosomal large subunit DNA sequences. *Mycotaxon* **79**: 7-21.

Jin J.-K., Hughes K.W. & Petersen R.H. (2001b) Biogeographical patterns in *Panellus stypticus*. *Mycologia* **93**: 308-315.

Jülich W. (1981) Higher taxa of Basidiomycetes. *Biblioth. mycol.* **85**: 1-485.

Larsson E. & Larsson K.-H. (2003) Phylogenetic relationships of russuloid basidiomycetes with emphasis on aphyllophoracean taxa. *Mycologia* **95**: 1037-1065

Lickey E.B. (2002) Systematic and monographic studies in *Artomyces* Jülich and *Clavicorona* Doty. Ph.D. dissertation, Univ. Tennessee, Knoxville, 183 p.

Lickey E.K., Hughes K.W. & Petersen R.H. (2002) Biogeographical patterns in *Artomyces pyxidatus*. *Mycologia* **94**: 461-471.

Lickey E.B., Hughes K.W. & Petersen R.H. (2003) "The genus *Artomyces*." *Sydowia* **55**:1-180.

Mata J.L., Hughes K.W. & Petersen R.H. (2007) An investigation of /omphalotaceae (Fungi: Euagarics) with emphasis on *Gymnopus*. *Sydowia* **58**: 191-289.

Matheny P.B. & Bougher N.L. (2006) The new genus *Auritella* from Africa and Australia (Inocybaceae, Agaricales); molecular systematics, taxonomy and historical biogeography. *Mycol. Progr.* **5**: 2-17.

Miller S.L., Larsson E., Larsson K.-H., Verbeken A. & Nuytinck J. (2006) Perspectives in the new Russulales. *Mycologia* **98**: 960-970.

Petersen R.H. & Wu Q.-X.. (1991) *Auriscalpium vulgare*: mating system and biological species. *Mycosystema* **4**: 25-31.

Petersen R.H. & Cifuentes J. (1994) Notes on the mating systems of *Auriscalpium vulgare* and *A. villipes*. *Mycol. Res.* **98**: 1427-1430.

Petersen R.H. & Hughes K.W. (2004) A preliminary monograph of *Lentinellus* (Russulales). *Biblioth. mycol.* **198**: 1-248.

Petersen R.H. & Nagasawa E. (2005 "2006") The genus *Xerula* in temperate east Asia. *Rep. Tottori Mycol. Inst.* **43**: 1-49.

Petersen R.H. & Hughes K.W. (2010) The *Xerula/Oudemansiella* complex (Agaricales). *Beih. Nova Hedwigia* **137**: 1-643.

Swofford D.L. (2002) PAUP 4b*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods). Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Tieken S.M.W. (2002) *Artomyces pyxidatus* (Auriscalpiaceae, Fungi) Julich in the Great Smoky Mountains National Park: Individuals and Populations. Thesis, Botany. Knoxville, University of Tennessee: 58.

Vellinga E.C. (2001) Studies in *Lepiota* III. Some species from California, U.S.A. *Mycotaxon* **80**: 285-295.

White T.J., Bruns T., Lee S. & Taylor J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. PCR Protocols, A Guide to Methods and Applications. M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky and T. J. White. San Diego, Academic Press: 315-322.

Wu Q.-X. (1991) Systematics in the genus *Clavicorona*: morphology, incompatibility and phe-

noloxidase isozymes. Ph.D. dissertation, Univ. Tennessee, Knoxville, 203 p.

Wu Q.-X. & Petersen R.H. (1992) A new species of *Clavicorona* from Japan. *Mycotaxon* **45**: 123-129.

Wu Q.-X., Hughes K.W. & Petersen R.H. (1995) A reevaluation of taxa of *Clavicorona* subg. *Ramosa* based on morphology, compatibility and laccase electrophoresis patterns. *Sydowia* **47**: 89-124.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 91-105 (2013)

North American and European Species of *Lactarius*

Andrew S. Methven

Department of Biological Sciences, Eastern Illinois University, Charleston, IL 61920 USA
asmethven@eiu.edu

Abstract. – The southern Appalachian Mountains are a region of exceptional biodiversity, including at least 1500 species of mushrooms. A survey of the mushroom species of the Great Smoky Mountains National Park reveals that more than one third of the mushrooms reported have names that originate in Europe. In the genus *Lactarius*, more than two dozen of the epithets are of European origin. The project proposed herein is intended to establish types for European species of *Lactarius*, determine if European and southern Appalachian taxa are conspecific, name and establish types for endemic taxa, and assess the mycogeography of southern Appalachian species of *Lactarius*.

Résumé. – **Espèces de *Lactarius* d'Amérique du Nord et d'Europe.** Les montagnes des Appalaches du sud sont une région à biodiversité exceptionnelle, incluant au moins 1500 espèces de macromycètes. Un inventaire des champignons du parc national des Great Smoky Mountains montre que plus d'un tiers des espèces observées ont un nom originaire d'Europe. Dans le genre *Lactarius*, plus de deux douzaines d'épithètes sont d'origine européenne. Le projet exposé ici vise à établir les types pour les espèces européennes de *Lactarius*, à déterminer si les taxons d'Europe et des Appalaches sont conspécifiques, à donner un nom aux taxons endémiques et leur désigner un type et enfin à étudier la mycogéographie des espèces de *Lactarius* des Appalaches du sud.

Key words. – *Lactarius*, southern Appalachian Mountains, biodiversity, mycogeography

THE SOUTHERN APPALACHIAN MOUNTAINS AND NORTH AMERICAN MYCOLOGY

The Appalachian Mountains, the oldest mountain chain in North America, came into existence at 250-300 mybp when the North American and African continental plates collided. The uplift that was completed at 180 mybp was followed by a long period of erosion and weathering that continues to this day and resulted in the Appalachian Mountains of today. While the climate has fluctuated over time, the southern Appalachian Mountains have remained undisturbed by glaciers and oceanic inundation for more than 1 million years.

During the most recent glacial period, the last of which occurred 10,000-20,000 years ago, the Appalachian Mountains provided a corridor for plant migration southward. During this time: 1) large areas of eastern North America were covered by ice (basically the land north of the Ohio River); 2) boreal forests and fungi were pushed southward into the southern Appalachian Mountains; and 3) temperate forests and fungi were pushed southward into refugia along the Mississippi River and the Gulf Coast. As the ice melted, cool temperatures and

boreal taxa moved northward (although the conifers and their fungal associates from the Canadian Shield are still found at high elevation in the mountains of Tennessee and North Carolina) and the temperate taxa moved from southern refugia back into the lower elevations of the southern Appalachian Mountains. A longitudinal range of 3200 km coupled with elevations of up to 2250 m opened a myriad of diverse ecological niches for a variety of living organisms. The addition of 200 cm of annual rainfall at higher elevations in the southern Appalachian Mountains led to the formation of a temperate rain forest at lower elevation and a region of exceptional biodiversity: 1400 species of flowering plants, 700 species of ferns, mosses, and liverworts, 200 species of birds, 65 species of mammals, 50 species of fish, 45 species of amphibians, 140 species of trees, and, more importantly, at least 1500 species of mushrooms.

Historically, North American literature in systematic mycology has used binomials based on the work of four great European mycologists: Fries (1794-1878; Sweden), Persoon (1761-1836; western Germany, Netherlands and France), Bulliard (1752-1793, northern France) and Scopoli (1723-1788, Slovenia). As a result, descriptions and illustrations of collections in early North American mycological writings were compared with European literature although abbreviated descriptions and stylized illustrations made such comparisons superficial. Assessment of microscopic characters was either absent or limited by available microscopy and was equally imprecise. The result is a body of literature in which names have been loosely applied and even late 20th century workers have applied European names to American taxa based on tradition rather than on meticulous examination. Regardless of the taxonomic technique, however, a large number of epithets in use for macrofungi in the southern Appalachian Mountains originated in Europe.

A comparison of illustrations in popular mushroom books from both sides of the Atlantic often reveals similar mushrooms even when microscopic features are compared. As a result, it has been easy to apply names from European literature to the fungi in the southern Appalachian Mountains. In surveying the list of mushroom species in the Great Smoky Mountains National Park (GSMNP), it is impressive to see that more than one third of the names of mushrooms originated in Europe. In the genus *Lactarius*, for example, at least two dozen of the more than 100 species of *Lactarius* reported from the GSMNP are of European origin.

While herbarium specimens can be preserved for careful examination (hopefully with notes and a photograph), mycologists have now been presented with a "new" tool with which to examine fungi. The DNA code has furnished new information which can be applied to identification, taxonomy and phylogenetics. As sequences of several collections of a single "species" are gathered, compared and evolutionary relationships defined, these sequences are deposited into DNA databases such as GenBank and Unite. Sequences from these databases can be added to those generated for specific projects in order to build a richer, deeper data set for analysis. The basic question then becomes: Do collections of the same putative species in the genus *Lactarius* from Europe and North America represent the same or different species? A second way to ask the question is: Are collections of *Lactarius* from the southern Appalachian Mountains with European names really the European species or are they separate and distinct species requiring new names?

In order to address these questions, the occurrence and distribution of the species of *Lactarius* treated herein needs to clarified through additional studies. The proposed project is intended to: 1) establish neotypes for European taxa of *Lactarius* where necessary, 2) determine if European and Appalachian taxa of *Lactarius* are conspecific, 3) name and establish types for Appalachian taxa of *Lactarius* where appropriate and 4) assess the mycogeography of southern Appalachian taxa of *Lactarius* (endemic or not).

THE MYCOLOGISTS

Before discussing the species of *Lactarius* that share the same name in North America and Europe, it is important to reflect on the North American mycologists who worked on this intriguing group of fungi and their contributions to our current state of knowledge.

Charles Horton Peck (fig. 1) was born in 1833 in Sand Lake, New York, and died in 1917 in Menands, New York (Burnham 1918). Peck received a B.A. (1859), M.A. (1863), and Ph.D. (1908) from Union College. He was hired as a botanist for the New York State Museum in 1868 and was appointed State Botanist in 1883. Although the Reverend Moses A. Curtis provided Peck with an introduction to the fungi, Peck was largely self-taught in fungal identification and much of what he learned came from the books of Persoon and Fries. Peck described more than 2700 new species and varieties of North American fungi, including more than 35 new taxa in the genus *Lactarius* from the northeastern United States. His specimens, original drawings and paintings are housed at the New York State Museum. Charles Horton Peck is largely responsible for the development of professional American mycology.

Gertrude Simmons Burlingham (fig. 2) was born in 1872 in Mexico, New York, and died in 1952 at her home in Winter Park, Florida (Seaver 1953). She received a B.S. from Syracuse University and a Ph.D. (1908) from Columbia University. For many years she was a teacher of biology and grade adviser at Eastern District High School in Brooklyn, NY. However, her real love was fungi and, through her work at the New York Botanical Garden as well as extensive field work throughout North America, Burlingham became an authority on *Lactarius* and *Russula*. She published four monographic treatments on *Lactarius* and described more than 20 taxa in the genus *Lactarius* from the southern Appalachian Mountains.

William Alphonso Murrill (fig. 3) was born in 1869 at Pammell Farms near Lynchburg, Virginia, and passed away in 1957 in Gainesville, Florida (Weber 1961). He had an extensive education including a B.S. (1887) from Virginia Agricultural and Mechanical College in Blacksburg as well as a B.S. (1889), B.A. (1890) and an M.A. (1891) from Randolph Macon College. He later earned a Ph.D. (1900) with George F. Atkinson at Cornell University. Murrill was curator of fungi at the New York Botanical Garden from 1904-1924, during which time he founded the journal *Mycologia* and served as editor for sixteen years. After leaving the New York Botanical Garden, Murrill eventually found his way to the Uni-

Figure 1 Charles Horton Peck. Courtesy of the New York State Museum.

Figure 2 Gertrude Simmons Burlingham. Courtesy of *Mycologia*

Figure 3 William Alphonso Murrill. Courtesy of the New York Botanical Garden

versity of Florida and renewed his interest in higher fungi. During his career, Murrill described more than 600 new species of agarics, including more than 20 species of *Lactarius* from Florida. Murrill consulted with numerous outstanding mycologists during his lifetime including Bresadola, Spegazzini, M.C. Cooke, Massee, Romell, Lindau and Patouillard, among others, and published more than 500 manuscripts. 70,000 of his specimens are deposited in the New York Botanical Garden Herbarium.

William Chambers Coker (fig. 4) was born in 1872 in Hartsville, South Carolina and died in 1953 (Couch & Matthews 1954). He received a B.S. (1894) from the University of South Carolina and a Ph.D. (1901) from John Hopkins. He joined the faculty at the University of North Carolina, Chapel Hill in 1902 and retired in 1945. Coker published more than 130 manuscripts, many of which were on fungi, and seven books. His greatest mycological accomplishment may have been his monographic treatment of *The Saprolegniaceae* which is, quite simply, an outstanding piece of mycological work. Among his publications, Coker described more than 10 species of *Lactarius* from the southern Appalachian Mountains. Coker was equally renowned for his knowledge of native flowering plants and was responsible for the establishment of many of the gardens on the UNC campus, including the arboretum which bears his name. Coker was also instrumental in the establishment of the Highlands Biological Station and the laboratory building at the station is named in his honor.

Lexemuel Ray Hesler (fig. 5) was born in 1888 near Veedersburg, Indiana and died in 1977 (Petersen 1978). He received his A.B (1911) from Wabash College and his Ph.D. (1914) from Cornell (1914). He taught and conducted research at Cornell from 1914-1919 before he was enticed to become a member of the Botany Department at the University of Tennessee where he served from 1919 until his retirement in 1958. Although Hesler collected more than 30,000 specimens from the southern Appalachian Mountains, the number would have been substantially higher had not many of his early collections and his library been destroyed in a herbarium fire in 1934. Hesler collaborated with a large number of prominent mycologists including Peck, Lloyd, Atkinson, Murrill, Fitzpatrick, Whetzel, the Bessey's, Weston, Overholts, and, of course, Coker, with whom he helped found the Highlands Biological Station. Hesler published more than 100 manuscripts, including eight book-length monographs of higher fungi, and described more than 100 species of *Lactarius* from North America with Alexander Smith

Figure 4 William Chambers Coker. Courtesy of *Mycologia*

Figure 5 Lexemuel Ray Hesler Courtesy of *Mycologia*

Figure 6 Alexander Hanschett Smith. Courtesy of *Mycologia*

Alexander Hanschett Smith (fig. 6) was born in 1904 in Crandon, Wisconsin, and passed away in 1986 in Ann Arbor, Michigan (Thiers 1987). He received a B.A. from Lawrence College (1928) and a Ph.D. (1933) at the University of Michigan where he studied with C.H. Kauffman, a world-renowned agaricologist. Smith finished his Ph.D. under the tutelage of E.B. Mains following Kauffman's untimely death. He worked at the University of Michigan from 1934-1972 during which time he made more than 100,000 collections of fungi (his collections, notes and photographs are all housed in the University of Michigan Herbarium) and described more than 100 species of *Lactarius* from North America, most with Hesler (Hesler & Smith 1979). He published nearly 200 articles and 20 books, including many monographs on gilled fungi, boletes, puffballs, hypogeous and secotioid fungi. He also supervised 10 Ph.D. students, many of whom became well known agaricologists including: Joe Ammirati, Howard Bigelow, Dick Homola, Orson Miller, and Harry Thiers, among others. I had the tremendous pleasure of visiting Alex, his wife Helen, and daughter Nancy Smith Weber, in Ann Arbor when I was a Master's degree student at San Francisco State University. I will never forget the hospitality shown by Alex and Helen, dinner in their home, lively conversations about species concepts in *Lactarius* and, of course, a Coke with Alex in the herbarium.

THE FUNGI

Although ***L. aspideus* (Fr.) Fr.** has been reported from North America, including the southern Appalachian Mountains, there is considerable confusion as to whether or not this taxon occurs in North America. *Lactarius aspideus* is characterized by a cream-colored to straw yellow pileus; crowded, cream-colored lamellae which stain lilac; flesh which stains lilac; unchanging latex; and a mild to bitter taste. In Europe it is most similar to *L. flavidus* Boud. that has similar coloration and staining reactions, but the milk turns lilac on exposure and the taste is acrid.

***Lactarius camphoratus* (Bull.) Fr.** (fig. 12) can be recognized in the field by the orange to brick red pileus; close, cinnamon-colored lamellae; watery latex and odor of maple sugar, especially when dried. In North America it is most commonly confused with *L. fragilis* (Burl.) Hesler & A.H. Sm. and *L. rubidus* (Hesler & A.H. Sm.) Methven which are similar macromorphologically but differ microscopically.

***Lactarius chrysorrheus* Fr.** (fig. 7) is widely distributed throughout the northern hemisphere and characterized by a dry, pale ochraceous pileus; close, pinkish-buff lamellae which do not develop vinaceous stains; white latex which quickly turns and stains yellow and habitat in acidic and calcareous soils in association with *Quercus*. While North American and European collections appear quite similar morphologically, the structure of the pileipellis differs (ixocutis in North America, cutis in Europe). In order to accommodate some of the variation that occurs in this taxon, three additional species are recognized in North America: *L. colorascens* Peck, *L. vinaceorufescens* A.H. Sm., and *L. xanthogalactus* Peck.

***Lactarius circellatus* Fr.** (fig. 8) features a viscid, grey to greyish-brown pileus; close to crowded, pinkish buff lamellae; acrid taste; unchanging, white latex; and habitat in deciduous woods in association with *Carpinus*. ***Lactarius pyrogalus* (Bull.) Fr.** (fig. 13), which is similar to *L. circellatus* and has been reported from

Figure 7 *Lactarius chrysorrheus*. ASM 11124, North Carolina, USA.

Figure 8 – *Lactarius circellatus*. ASM 4997, Idaho, USA.

Figure 9 – *Lactarius deliciosus*. ASM 13006, Sweden.

Figure 10 – *Lactarius fumosus*. ASM 8256, Wisconsin, USA

eastern North America, is characterized by a grey to greyish-brown pileus; distant, pinkish buff lamellae; latex which dries grey-green; acrid taste and habitat in deciduous woods in association with *Corylus*.

***Lactarius deliciosus* (L.) Gray** (fig. 9) is characterized by an orange to brownish-orange, zonate pileus; orange latex which slowly (30-60 minutes) stains the flesh wine red; scrobiculate stipe; and habitat in calcareous soils under *Pinus*. The collections which have been identified as *L. deliciosus* in boreal forests in North America are not conspecific with specimens from Europe (Nuytinck 2005, Nuytinck & Verbeken 2005) and need to be redescribed following critical studies of additional specimens and further DNA analyses.

***Lactarius fumosus* Peck** (fig. 10) has a yellow-brown to smoky brown pileus; crowded, pale-buff lamellae which stain pinkish-red; flesh which stains pink and acrid taste. It is commonly confused with *L. fuliginosus* (Fr.) Fr., also reported from North America, which is a more robust agaric with a grey-brown to brown pileus; close to subdistant, pinkish-buff lamellae; larger basidiospores and habitat in mixed coniferous-deciduous forests. *Lactarius azonites* (Bull.) Fr. is very similar to *L. fuliginosus* but differs in having irregular, anastomosing, yellow chrome lamellae; pale to almost white colored stipe; flesh which quickly stains red and habitat in calcareous soils in association with *Quercus*.

***Lactarius glaucescens* Crossl.** (fig. 11) exhibits a white, smooth, dry pileus; crowded, white lamellae; white latex which dries grey-green; acrid taste and habitat in calcareous soil in mixed deciduous forests. This taxon seems to be much more common in eastern North

Figure 11 – *Lactarius glaucescens*. ASM 10791, North Carolina, USA

Figure 12 – *Lactarius camphoratus*. ASM 13053, Sweden.

Figure 13 – *Lactarius pyrogalus*. ASM 11799, North Carolina, USA.

Figure 14 – *Lactarius aquifluus*. ASM 11871, North Carolina, USA.

Figure 15 – *Lactarius glyciosmus*. ASM 13036, Sweden.

Figure 16 – *Lactarius helvus*. ASM 13122, Sweden

Figure 17 – *Lactarius lignyotus*. ASM 5837, Michigan, USA

America than *L. piperatus* (L.) Pers. which is similar macromorphologically to *L. glaucescens* but has white latex which is unchanging or slowly changes to pale yellow on exposure. While the North American collections of *L. glaucescens* are indistinguishable morphologically from those from Europe, collections of *L. piperatus* from North America have smaller basidiospores than those from Europe (5.0-7.0 × 5.0-5.5 µm as opposed to 7.0-10.5 × 5.0-7.5 µm) and the structure of the pileipellis is fundamentally different.

***Lactarius glyciosmus* (Fr.) Fr.** (fig. 15) is distinguished in the field by the grey to pinkish grey, dry, appressed fibrillose pileus; close, pinkish buff lamellae; white unchanging and unstaining latex; acrid taste; basidiospores with a zebroid pattern of amyloid ornamentation and association with *Betula*. There appear to be no macroscopic or microscopic differences between North American and European collections. *Lactarius mammosus* Fr. is similar to *L. glyciosmus* but differs in its greyish-brown pileus, stouter basidiomes, and larger basidiospores.

Considerable confusion persists about the relationship between ***L. helvus* (Fr.) Fr.** (fig. 16), a European taxon, and ***L. aquifluus* Peck** (fig. 14), a North American species. *Lactarius helvus* is recognized by the pinkish buff colored pileus; close, pale tan lamellae; odor of lovage (*Levisticum officinale* Koch); white latex; acrid taste; and habitat among *Sphagnum* in association with *Picea* and *Abies*. *Lactarius aquifluus* has a brown, fibrillose to fibrillose scaly pileus; close, pinkish cinnamon lamellae; watery to clear latex; mild taste; odor of fenugreek or burnt maple syrup when dried; and association with mosses in coniferous or mixed coniferous-deciduous forests.

***Lactarius lignyotus* Fr.** (fig. 17) features a blackish-brown, velutinous, often papillate pileus; decurrent lamellae; a blackish-brown, subvelutinous stipe; white latex which slowly stains the flesh pink; and association with *Picea*. Three varieties are recognized in North America: 1) *L. lignyotus* var. *nigroviolascens* (G.F. Atk. in Burl.) Hesler & A.H. Sm. with emarginate lamellae and flesh which stains violet; 2) *L. lignyotus* var. *canadensis* A.H. Sm. & Hesler with brown marginate lamellae

Figure 18 – *Lactarius quietus*. ASM 11802, North Carolina, USA.

Figure 19 – *Lactarius resimus*. Desjardin 3228, California, USA.

and flesh which stains pink; and 3) *L. lignyotus* var. *marginatus* (A.H. Sm. & Hesler) Hesler & A.H. Sm. with brown marginate lamellae and flesh which stains dark violet.

While ***L. necator* (Bull.) Pers.** (fig. 20) has been reported from North America, these reports must be assessed with caution. *Lactarius necator* is characterized by an olive-brown, slightly viscid pileus which is straw colored toward the margin; crowded, cream-colored lamellae; viscid stipe; acrid taste; and association with *Betula* and *Picea* in poor, wet soils. *Lactarius necator* is most similar to *L. sordidus* Peck which has similar coloration but has a dry stipe and is associated with conifers.

***Lactarius quietus* (Fr.) Fr.** (fig. 18) is distinguished in the field by the dry, zonate, pinkish-buff to brick-colored pileus; close to crowded, vinaceous-buff lamellae; acrid taste; odor of fondue oil; white latex which turns to and/or stains white paper yellow; and association with *Quercus*. The European and North American collections can be segregated by the structure of the pileipellis: an oedotrichoderm in European specimens and a simple cutis in North American collections. In North America, *L. quietus* is most likely to be confused with *L. mutabilis* Peck which is characterized by a zonate to azonate, dark-brown pileus; close, yellowish lamellae; mild taste; white to watery latex which is unchanging and unstaining; and occurrence in mixed coniferous-deciduous forests.

***Lactarius resimus* (Fr.) Fr.** (fig. 19) is distinct in having a white to pale yellow, azonate pileus with a depressed disc and bearded margin; crowded, pinkish buff lamellae; and habitat in acidic or calcareous soils in association with *Betula*, *Picea* and/or *Pinus*. While *L. resimus* var. *regalis* Peck was described from North America based on larger basidiospores, the occurrence and distribution of *L. resimus* in North America needs to be clarified through additional study.

***Lactarius rufus* (Scop.) Fr.** (fig. 21) is an extremely variable taxon that is widely distributed throughout the northern hemisphere. It is distinguished by the brick red colored pileus; crowded, white to vinaceous lamellae; white, unchanging and unstaining latex; burning acrid taste; and habitat in acidic soils in association with *Picea* and *Pinus*. Several different forms and varieties have been recognized in North America.

***Lactarius scrobiculatus* (Scop.) Fr.** (fig. 23) is characterized by the zonate, chrome yellow to honey yellow pileus with a bearded margin; scrobiculate stipe; white latex which turns yellow; acrid taste; lack of pleuromacrocystidia; and habitat in calcareous soils in association with *Picea*. According to Kytövuori (1984), *L. scrobiculatus* does not occur in North America. As such, collection of *L. scrobiculatus* var. *canadensis* (A.H. Sm.) Hesler & A.H. Sm. (differently colored basidiomata and spore deposit) and *L. scrobiculatus* var. *montanus* Methven

Figure 20 – *Lactarius necator*. ASM 13121, Sweden.

Figure 21 – *Lactarius rufus*. ASM 13051, Sweden

Figure 22 – *Lactarius subplinthogalus*. ASM 11116, North Carolina, USA

Figure 23 – *Lactarius scrobiculatus*. Largent 7092, California, USA.

Figure 24 – *Lactarius tabidus*. ASM 13073, Sweden.

Figure 25 – *Lactarius torminosus*. ASM 13011, Sweden.

(smaller basidiospores) need to be re-examined and revaluated as autonomous taxa.

***Lactarius subplinthogalus* Coker** (fig. 22) is characterized by a pale greyish brown pileus; distant, cinnamon buff lamellae which stain pink; flesh which stains pink; acrid taste; and occurrence in mixed coniferous-deciduous forests. *Lactarius ruginosus* Romagn. is similar macroscopically but exhibits an olive brown pileus with a grooved to crenate margin; lamellae and flesh which stain red; different pattern of basidiospore ornamentation and pileipellis structure; and association with *Fagus* and *Carpinus*.

Although ***Lactarius theiogalus* (Bull.) Gray** has been reported throughout eastern North America, the identity of this taxon, characterized by the orange-cinnamon pileus; close to crowded, pinkish buff lamellae; flesh which stains yellow; latex which dries yellow; slightly acrid taste; and habitat in mixed coniferous-deciduous forests in association with *Betula*, is questionable at best. Most European mycologists consider *L. theiogalus* to be a synonym of *L. tabidus* Fr. (fig. 24) which is recognized by the pale brown, wrinkled pileus as well as the ornamentation of the basidiospores and structure of the pileipellis.

***Lactarius torminosus* (Schaeff.) Pers.** (fig. 25) is widely distributed in the northern hemisphere and readily recognized in the field by the zonate, pink to salmon-colored pileus with a bearded margin; close to crowded, cream-colored lamellae; acrid taste; and habitat in deciduous or mixed-deciduous forests in association with *Betula*. A variety, *L. torminosus* var. *nordmanensis* (A.H. Sm.) Hesler & A.H. Sm., is recognized in North America based on white latex which slowly turns yellow and stains white paper yellow. ***Lactarius pubescens* (Fr.) Fr.** (fig. 26) is also associated with *Betula* in Europe and North America but differs from *L. torminosus* in its azonate, cream to pinkish buff pileus and occurrence in neutral and calcareous soils in association with *Betula*. The North American collections may differ from European specimens in the nature of the pileipellis (cutis in North America, ixocutis in Europe). *Lactarius pubescens* var. *betulae* (A.H. Sm.) Hesler & A.H. Sm. is recognized in North America by its white latex, which turns yellow and stains the flesh yellow.

Figure 26 – *Lactarius pubescens*. ASM 13005, Sweden.

Figure 27 – *Lactarius uvidus*. ASM 4916, New York, USA.

Figure 28 – *Lactarius vellereus* var. *vellereus*. ASM 10994, Tennessee, USA

The identification of ***L. trivialis* (Fr.) Fr.** (fig. 29) in North America has been the source of considerable confusion with similar taxa in this continent, including *L. affinis* Peck and *L. argillaceifolius* Hesler & A.H. Sm. *Lactarius trivialis* can be recognized by the greyish-vinaceous to cinnamon tan, azonate to zonate pileus; close to subdistant, pale tan lamellae; slowly acrid taste; and white latex, which dries olive buff and stains orange-yellow in KOH. While *L. trivialis* is associated with coniferous forests in western North America, it occurs in acidic soils in association with *Betula* and *Picea* in Europe.

Although ***L. uvidus* (Fr.) Fr.** (fig. 27) has been reported from northern and boreal parts of North America, there is considerable confusion as to whether or not the European taxon occurs in the southern Appalachian Mountains *Lactarius uvidus* is characterized by a viscid, pale grey to vinaceous grey pileus; crowded, cream-colored lamellae which stain lilac in color; flesh which stains lilac; and association with *Betula* and *Picea* in damp soil.

Lactarius vellereus* (Fr.) Fr. var. *vellereus (fig. 28) is recognized by the white, velutinous pileus; close to crowded, pallid lamellae; white latex which slowly turns yellow; acrid flesh; mild tasting latex; and association with *Fagus* and *Quercus*. The occurrence of *L. subvellereus* Peck var. *subvellereus* (close lamellae, smaller basidiospores) and *L. subvellereus* var. *subdistans* Hesler & A.H. Sm. (distant lamellae, smaller basidiospores) in eastern North America calls into question reports of *L. vellereus* from North America

***Lactarius vietus* (Fr.) Fr.** (fig. 30) is characterized by a viscid, pale grey to lilac grey pileus; close, pinkish-buff lamellae; pale zone at the apex of the stipe; acrid taste; white latex which dries grey green; and habitat in poor soils in association with *Betula*. While there appear to be no macroscopic or microscopic differences between North American and European collections, the occurrence and distribution of *L. vietus* in North America needs to be clarified through additional studies

***Lactarius volemus* (Fr.) Fr.** (fig. 32) is distinguished by the orange-brown, finely cracked dry pileus; copious, white latex which stains the lamellae and flesh brown; odor of fish; and

Figure 29 – *Lactarius trivialis*. ASM 13061, Sweden.

Figure 30 – *Lactarius vietus*. ASM 13050, Sweden.

Figure 31 – *Lactarius psammicola*. ASM 1137, North Carolina, USA

Figure 32 – *Lactarius volemus*. ASM 11080, Tennessee, USA.

habitat in deciduous and mixed coniferous-deciduous woods throughout eastern North America. Based on molecular data accumulated to date, what had once been considered to be a single taxon needs to be segregated into at several different taxa in North America and Europe.

While ***Lactarius zonarius* (Bull.) Fr.** is generally recognized by the pale cream to ochraceous-colored, zonate pileus and tomentose margin; crowded, forked, cream yellow lamellae; flesh which turns pick to pinkish brown on exposure; and habitat in calcareous soils under *Quercus*, the variation in macro- and microscopic features calls into question reports of this taxon from North America. Many of the collections identified as *L. zonarius* in eastern north America are actually ***L. psammicola* A.H. Sm.** (fig. 31) which is characterized by a light buff to pale tan, zonate pileus; close, dull tan lamellae; flesh which does not turn pink on exposure; and habitat in mixed deciduous forests in association with *Quercus*

THE FUTURE

Many of Hesler and Smith's concepts of *Lactarius* species were drawn from Neuhoff (1956) and Kühner and Romagnesi (1953) who based their concepts on the work of Fries, Persoon, Bulliard, and Scopoli. Unfortunately, the concepts of many European taxa are often difficult to pin down (Heilmann-Clausen et al 1998) since, in many instances, no type specimens have been designated. In order to correct this problem, Dr. Jorinde Nuytink (GENT) and I are initiating a program to compare the European species of *Lactarius* with similar species reported from the southern Appalachian Mountains. This will necessitate extensive collecting in the Appalachian Mountains and Europe, designation of types for taxa which lack type specimens, comprehensive morphological descriptions, and the generation of phylogenetic trees based on at least three genes (ITS, LSU, *rpb2*).

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful for field and laboratory studies with Drs. R.H. Petersen and K.H. Hughes that stimulated my interest in the comparison of species of *Lactarius* from the southern Appalachian Mountains and Europe. André Fraiture and the AMFB were kind enough to invite me to participate in the Russulales-2010 Congress in southern Belgium, where I was able to collect numerous specimens of *Lactarius* and participate in enlightening discussions with European mycologists on species concepts in *Lactarius*. I am also appreciative of the support and assistance provided by Drs. Mieke Verbeken and Jorinde Nuytinck and their students, Kobeke van de Putte and Dirk Stubbe. Eastern Illinois University is acknowledged for providing partial funding to attend the Congress Russulales-2010

REFERENCES

Burnham S.H. (1918) Charles Horton Peck. *Mycologia* **11** (1): 33-39

Couch J.N. & Matthews V.D. (1954) William Chambers Coker. *Mycologia* **46** (3): 372-383

Heilmann-Clausen J., Verbeken A. & Vesterholt J. (1998) The Genus *Lactarius*. *Fungi of Northern Europe* 2. Skive Offset, Oddense, Denmark, 287 p

Hesler L.T. & Smith A.H. (1979) North American Species of *Lactarius*. University of Michigan Press, Ann Arbor, 841 p

Kühner R. & Romagnesi H. (1953) Flore analytique des Champignons supérieurs. Masson et Cie,

Paris, 556 p.

Kytövuori I. (1984) *Lactarius* subsection *Scrobiculati* in NW Europe. *Karstenia* **24**: 41-72.

Neuhoff W. (1956) Die Milchlinge (Lactarii). *Die Pilze Mitteleuropas* **IIb**. Julius Klinkhardt, Bad Heilbrunn Obb., 248 p.

Nuytinck J. (2005) *Lactarius* section *Deliciosi* (Russulales, Basidiomycota) and its ectomycorrhiza: a morphological and molecular approach. Ph.D. dissertation, University of Ghent, 257 p.

Nuytinck J. & Verbeken A. (2005) Morphology and taxonomy of the European species in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales). *Mycotaxon* **92**: 125-168.

Petersen R.H. (1978) Lexemuel Ray Hesler, February 20, 1888 - November 20, 1977. *Mycologia* **70** (4): 757-765.

Seaver F.J. (1953) Gertrude Simmons Burlingham, 1872-1952. *Mycologia* **45** (1): 136-138.

Thiers H.D. (1987) Alexander H. Smith, 1904-1986. *Mycologia* **79** (6): 811-818.

Weber G.F. (1961) William Alphonso Murrill. *Mycologia* **53** (6): 543-557.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 106-116 (2013)

Lactarius (Russulales) in Europe and North America: some look-alikes tested molecular- and morphologically

Jorinde Nuytinck[1]*, Elizabet Dhooge[2] & Annemieke Verbeken[2]

[1] Naturalis Biodiversity Center, Section National Herbarium of the Netherlands, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands
[2] Ghent University, Department of Biology, Research Group Mycology, K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Ghent, Belgium
* Corresponding author: Jorinde.Nuytinck@naturalis.nl

Abstract. – Many *Lactarius*-species in North America and Europe resemble each other very well and, therefore, European names are often applied in North America. Whether these are really the same species has only rarely been investigated using molecular data. We aimed at finding out if intercontinental conspecificity between North America and Europe exists and wanted to interpret the results in a biogeographic and phylogeographic framework. Macro- and micromorphological data were combined with a molecular phylogenetic analysis using ITS, LSU and *rpb2* gene sequences. *L. controversus* was the only species for which we could prove conspecificity between specimens from Europe and North America. Conspecificity is rejected for *L. circellatus* and *L. chrysorrheus*. We are largely inconclusive about *L. rufus*, *L. torminosus* and *L.* sect. *Atroviridi*.

Résumé. – ***Lactarius* (Russulales) en Europe et en Amérique du Nord : quelques sosies testés par le moléculaire et la morphologie.** De nombreuses espèces de *Lactarius* d'Amérique du Nord ressemblent beaucoup à des espèces d'Europe et, en conséquence, des noms européens sont souvent utilisés en Amérique du Nord. Le fait de savoir s'il s'agit réellement des mêmes espèces n'a que rarement été étudié au moyen de données moléculaires. Notre but était de trouver si une conspécificité intercontinentale existait bien entre l'Amérique du Nord et l'Europe et d'interpréter les résultats dans un contexte biogéographique et phylogéographique. Les données macro- et micromorphologiques ont été combinées à une analyse phylogénétique moléculaire utilisant les séquences des gènes ITS, LSU et *rpb2*. *L. controversus* a été la seule espèce pour laquelle nous avons pu prouver la conspécificité transcontinentale entre l'Europe et l'Amérique du Nord. La conspécificité est rejetée pour *L. circellatus* et *L. chrysorrheus*. Les résultats à propos de *L. rufus*, *L. torminosus* et *L.* sect. *Atroviridi* ne permettent pas de conclure.

Key words. – *Lactarius*, sect. *Piperites*, Europe, North America, biogeography, conspecificity

INTRODUCTION

For historical reasons, the knowledge of the mycoflora is better in Europe than in North America. Despite the publication of a monograph of the North-American milkcaps in 1979 (Hesler & Smith 1979), the knowledge of *Lactarius* remains mediocre and species identification is often difficult using the available literature. In Europe on the other hand, monographs of the genus have been published more recently (Heilmann-Clausen et al. 1998, Basso 1999), the diversity is well understood (though some questions concerning species delimitation remain to be solved) and more up-to-date identification keys are available.

Both in Europe and in North America *Lactarius* subgenus *Piperites, Russularia* and *Plinthogali* are well represented. Many *Lactarius*-species in North America and Europe resemble each other very well and, as a consequence, European names are often applied in North America (e.g. *L. lignyotus*, *L. tabidus*, *L. glyciosmus*, ...). Whether these are really the same species has never been investigated using molecular data, except for *L. deliciosus* and *L. deterrimus*. According to an elaborate study of *Lactarius* section *Deliciosi* there is no intercontinental conspecificity between the two continents in this section (Nuytinck et al. 2007). On the other hand, in a more limited number of cases, new names were published in North America for species that are very similar to European species (e.g. *L. mammosus* in Europe and *L. hibbardiae* in North America) and, very rarely, North-American names are used in Europe (e.g. *L. luteolus*). This usage of names potentially leads to the spreading of information under false names.

The aims of this study are:
- testing suggested intercontinental conspecificity between North America and Europe by means of phylogenetic and morphological analyses;
- detecting and correcting misapplied or incorrectly used names;
- interpreting the results in a biogeographic and phylogeographic framework: how can the impact of historical geological events on speciation and dispersion explain the present-day distribution and diversity?

MATERIAL AND METHODS

Sampling – From 2 to 16 September 2008 a trip to North America was made to collect fresh mushrooms. Milkcaps were collected in Idaho and Washington, USA. Part of this trip coincided with the annual foray of the North American Mycological Association (NAMA). In September, October and November 2008 fresh material was collected in Europe (Belgium, France, the Netherlands and Slovenia). All collections were photographed, described, databased and dried. They are deposited in the Herbarium Universitatis Gandavensis (GENT), partim Mycology. Additional specimens in the GENT herbarium or requested from other herbaria were also studied. An overview of the studied collections can be found in the appendix.

Morphology – For the macroscopic description of milkcaps a specific *Lactarius*-protocol, designed at the research group Mycology of the Ghent University, was followed. Spore prints were made and macrochemical characters were tested (gaiac, $FeSO_4$ and KOH).

Microscopic characteristics of dried specimens were examined using a light-microscope. For characteristics of the hymenium and pileipellis an Olympus CX31 (Japan) was used, whereas for the study of the spores a Zeiss Axioskop 2 microscope (Germany) was used. Spores were studied in Melzer's reagent, hymenium-elements and pileipellis in Congo red and in L4. For the observation of the hymenium and pileipellis, sections were made halfway the pileus radius. For more details on the used terminology and methods we refer to Vellinga (1988), Verbeken (1996) and Nuytinck & Verbeken (2005).

DNA extraction, amplification and sequencing – DNA extraction of fresh material was performed as described in Nuytinck & Verbeken (2003). When no fresh material was available, dried herbarium specimens were used. For those specimens, the method described in Van de Putte et al. (2010) was followed.

Three nuclear DNA regions were amplified and sequenced: the ITS region of the ribosomal DNA, a part of the LSU region of the ribosomal DNA and the region between domain 6 and 7 of *rpb2* (the gene coding for the 2nd largest subunit of RNA polymerase II). The primers used for the amplification are summarised in table 1.

Protocols for PCR amplification and for sequencing follow Le et al. (2007).

Phylogenetic analyses – Sequences were edited and assembled with the Sequencher™ 4.8 software (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA). They were aligned with the help of MAFFT v6 (Katoh et al. 2005, Katoh & Toh 2008) using the server available at http://mafft.cbrc.jp/alignment/server/index.html. The E-INS-I strategy was chosen. The alignment was manually edited in BioEdit v7.0.9.0 (Hall 1999). Ambiguously aligned regions were detected with Gblocks v0.91b (Castresana 2000, http://molevol.cmima.csic.es/castresana

Table 1 – Oligonucleotide primer sequences used to amplify fungal DNA.

primer		Sequence (5' → 3')	Reference
ITS forward	ITS1-F	CTT GGT CAT TTA GAG GAA GTA A	White *et al.* (1990)
ITS reverse	ITS4	TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC	White *et al.* (1990)
LSU forward	LR0R	ACC CGC TGA ACT TAA GC	http://www.biology.duke.edu/fungi/mycolab/primers.htm
LSU reverse	LR5	TCC TGA GGG AAA CTT CG	http://www.biology.duke.edu/fungi/mycolab/primers.htm
rpb2 forward	bRPB2-6F	TGG GGY ATG GTN TGY CCY GC	Matheny (2005)
rpb2 reverse	fRPB2-7cR	CCC ATR GCT TGY TTR CCC AT	Liu *et al.* (1999)

Gblocks_server.html) and excluded from further analyses.

Phylogenetic analyses were conducted both including and excluding accessions for which one or two markers were missing. The three genes were analysed separately as well as together in one concatenated dataset. The Bayesian analyses were performed using a partitioned and a non-partitioned dataset. The dataset was partitioned into four partitions for the ribosomal data (ITS1, 5.8S, ITS2 and LSU) and three partitions for *rpb2* (1st, 2nd and 3rd codon position). To root the phylogenies, *Russula cyanoxantha* and *Russula albonigra* were used as outgroup.

Maximum Parsimony (MP) analyses were performed in PAUP* v4.0b10 (Swofford 2003). Heuristic searches with 100 random addition replicates employing TBR branch swapping and bootstrap analyses with 200 repeats were conducted. Gaps were treated as missing data and all characters were treated as unordered and equally weighted.

Maximum Likelihood (ML) analyses were performed via PhyML (Guindon & Gascuel 2003; http://www.atgc-montpellier.fr/phyml/). To find the best-fit nucleotide substitution model Modeltest v3.7 (Posada & Crandall 1998) [see under] was used in conjunction with PAUP* v4.0b10. Bootstrap values were determined through 100 replicates.

Bayesian Inference (BI) analyses using the Bayesian Markov chain Monte Carlo algorithm (BMCMC) were performed in MrBayes v3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck 2003). Two independent runs with four chains were run for 10M generations, sampling every 100th tree and using default heating parameters. In the non-partitioned dataset GTR + I + G was used as the model for nucleotide substitution. In the partitioned dataset every partition received its own appropriate settings, determined by using MrModeltest v2.3 (Nylander 2004). The BI output was evaluated with Tracer v1.4.1 (Drummond & Rambaut 2007), convergence and stationarity of the two runs were checked and a burn-in value determined.

RESULTS AND DISCUSSION

Phylogeny – The dataset used for phylogenetic analysis contained 88 accessions and included two outgroup sequences. The concatenated dataset (ITS, LSU and *rpb2*) consisted of 2463 characters. The MP, ML and BI analyses result in nearly identical phylogenetic trees. Figure 1 shows the Bayesian Inference tree of the combined, partitioned dataset after exclusion of ambiguously aligned regions. Only bootstrap values above 75% and posterior probabilities above 90% are indicated and considered significant.

The major Russulaceae clades, as found by Buyck et al. (2008), are retrieved. The genera *Lactifluus*, *Multifurca* and *Lactarius* receive high support values in the ML and BI analyses. Within *Lactarius*, subgenus *Plinthogali* is a well-supported monophyletic group. There is no clear separation between *L.* subgenus *Russularia* and *L.* subgenus *Piperites* as defined by Heilmann-Clausen et al. (1998). *Lactarius rufus*, usually classified in *L.* subgenus *Pipe-*

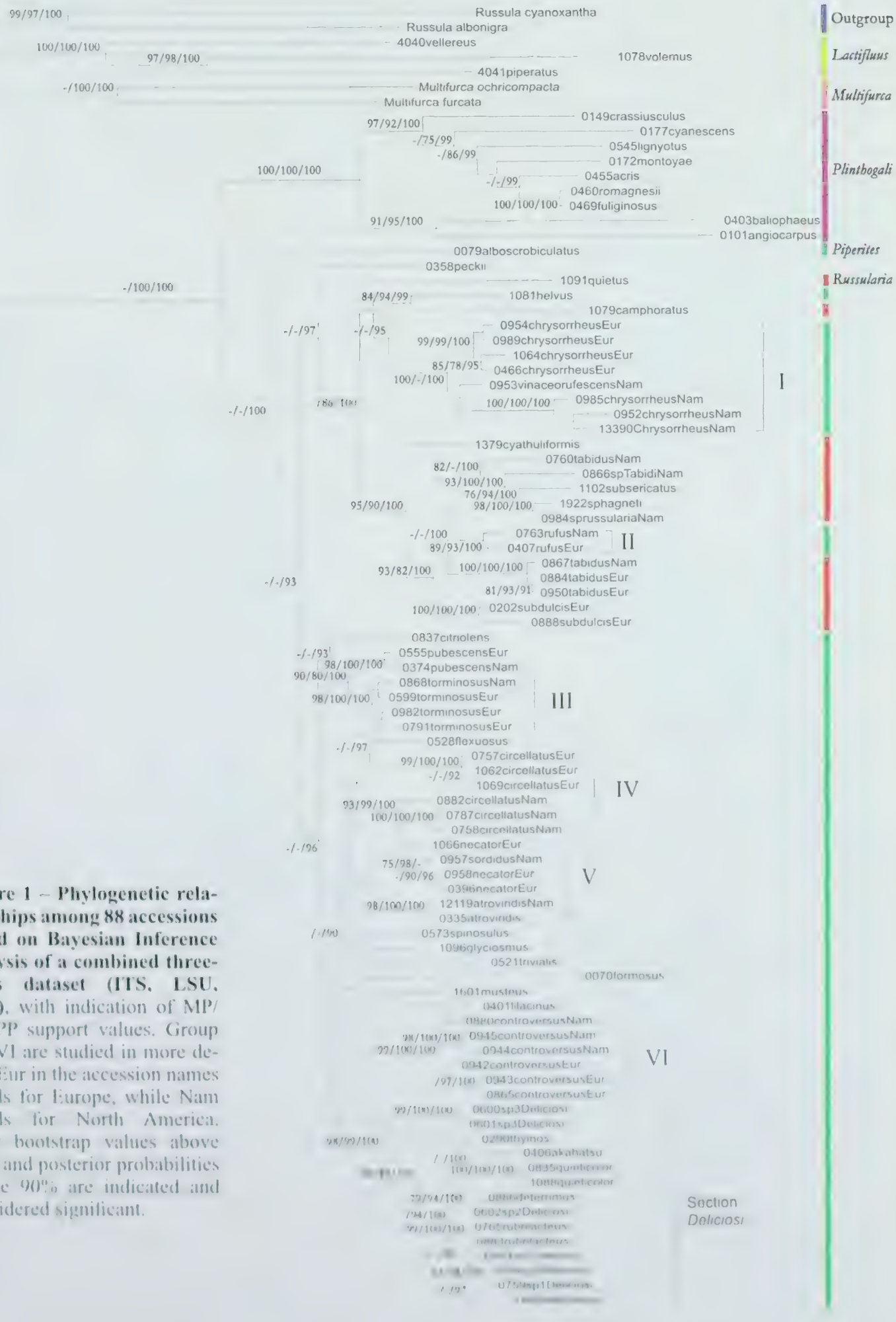


Figure 1 – Phylogenetic relationships among 88 accessions based on Bayesian Inference analysis of a combined three-locus dataset (ITS, LSU, *rpb2*), with indication of MP/ML/PP support values. Group I to VI are studied in more detail. Eur in the accession names stands for Europe, while Nam stands for North America. Only bootstrap values above 75% and posterior probabilities above 90% are indicated and considered significant.

rites section *Colorati,* is nested in a group of core species of *L.* subgenus *Russularia* with a.o. *L. tabidus* and *L. subdulcis. Lactarius chrysorrheus* is sister to this core *Russularia* clade, together with *L. camphoratus, L. quietus* and *L. helvus.* Of these species *L. camphoratus* and *L. quietus* are traditionally placed in *L.* subgenus *Russularia.* Heilmann-Clausen et al. (1998) classify *L. chrysorrheus* in *L.* subgenus *Piperites* section *Zonarii,* and *L. helvus* in *L.* subgenus *Piperites* section *Colorati.* It is clear that the boundary between *Lactarius* subgenus *Russularia* and subgenus *Piperites* will have to be redrawn, paying special attention to species traditionally placed in *L.* section *Colorati.*

The taxa that have been studied in detail are indicated in the tree (fig. 1, I to VI). Hereafter, we give a short summary of our findings on these taxa based on a detailed macro- and microscopic examination on a broad selection of specimens.

***Lactarius circellatus* Fr.** – *L. circellatus* was described from Europe and is easily recognized by its medium to fairly large size, slightly viscid and greyish cap, pinkish buff and crowded lamellae and typical association with *Carpinus.*

When collecting in Western USA we found many collections that resembled *L. circellatus.* Macroscopic similarities with the European species were a.o. the slightly viscid and greyish cap, adnate to somewhat decurrent cream to pinkish buff coloured lamellae and the latex becoming acrid after a while. The main macroscopic difference with *L. circellatus* in Europe was the deeper colour in cap and stipe. Other smaller differences concern the smell and macrochemical reactions. But, most importantly, these collections were all found in coniferous forests.

When using Hesler & Smith (1979) these American collections key out to *L. circellatus* var. *borealis* Hesler & A.H. Sm. and this identification was confirmed at the NAMA foray by local mycologists. As far as we know, this variety has only been observed in North America.

Microscopically the differences between *L. circellatus* and *L. circellatus* var. *borealis* are striking: the spores of the North-American variety are much larger, the pattern of the spore ornamentation is slightly different and the pleuro- and cheilomacrocystidia are up to 20 µm longer.

These macro- and microscopic and ecological differences between American specimens and their European counterparts are strongly confirmed by the molecular data, with the European collections more closely related to *L. flexuosus* (Pers.: Fr.) Gray (fig. 1, IV). Hence, *L. circellatus* and what we identified as *L. circellatus* var. *borealis* are separate species and not varieties. *L. circellatus* var. *borealis* needs to be renamed, preferably after a comparison of the type specimens of both species and our collections to confirm these findings.

***Lactarius chrysorrheus* Fr.** – *Lactarius chrysorrheus* is one of the very common *Lactarius* species in Europe in oak woods. It was first described by Fries in 1838. The pink, zonate cap surface and the quickly yellowing milk are a unique combination of characters among European milkcaps.

In North America, members of our lab collected a species called *L. chrysorrheus* several times in North Carolina, USA. It was identified as such at the joint NAMA and MSA meeting in 2004 in North Carolina and Tennessee and fits well with the description by Hesler & Smith (1979). At first sight the European and American material seem very similar if not identical indeed, but closer examination reveals a number of quite subtle differences.

- When comparing descriptions of the cap, the European collections are more clearly zonate than the American collections.
- In Europe the taste of the latex is described as bitter at first and then acrid, while in North America we observed no bitter taste, only a slowly increasing acrid taste.

Microscopic examination reveals that the spores of the North American collections are slightly smaller than the spores of the European collections (an average length difference of almost 1 µm). The spore ornamentation is slightly higher in the American material while the ornamentation of the European *L. chrysorrheus* spores forms a more complete reticulum. The pileipellis of *L. chrysorrheus* in Europe is nearly always a cutis, while in North-American material, we observed a clear ixocutis with a slime layer.

These morphological differences, together with the evidence from the phylogeny where the North-American specimens are clearly separated form the European ones (both the Eu-

ropean clade and the North-American one are highly supported, the North-American clade is sister to *L. vinaceorufescens,* fig. 1, I), leads to the conclusion that the name *L. chrysorrheus* should not be used for our American collections. It is probable that the species lacks in North America but that at least one look-alike undescribed species occurs on the continent.

***Lactarius controversus* Pers.: Fr.** – *Lactarius controversus* is a large and unmistakable species growing with *Populus* or *Salix.* It has a white cap with pink to rusty brown spots, pinkish lamellae and an acrid taste.

When comparing European and North-American collections of *L. controversus,* we could not find any significant macro- or microscopic differences. For the morphological study we compared collections from Denmark, over Belgium to Spain with our own collections from Wyoming and Idaho, USA.

The phylogenetic trees show no clear separation between an American and a European *L. controversus* clade. Although the tree in figure 1, VI shows a European and an American group, this split is not well-supported. In the MP and ML analyses, the European and North American specimens come out intermixed.

Our conclusion here is that one and the same species, *L. controversus*, occurs both in Europe and in North America.

***Lactarius* section *Atroviridi* Hesler & A.H. Sm.** – In Europe we know one species in *Lactarius* section *Atroviridi: L. necator* (Bull.: Fr.) Pers. For North America, Hesler & Smith (1979) include three species in *L.* section *Atroviridi: L. atroviridis* Peck, *L. olivaceoumbrinus* Hesler & A.H. Sm. and *L. sordidus* Peck. Characteristic for all these species is that the pileipellis turns purple when treated with KOH.

This section was only studied in a preliminary way. We also did not have any collections of *L. olivaceoumbrinus* to our disposal, although Hesler & Smith (1979) consider this species to be the American counterpart of *L. necator.*

We found that *L. atroviridis* is clearly different from *L. necator;* both morphologically as well as in the phylogenetic trees (fig. 1, V).

When comparing *L. sordidus* and *L. necator*, differences were noted in the following characters: (1) the aspect and colour of the cap, (2) the size of the stipe and (3) several microscopic measurements. *L. sordidus* has a dirty yellowish-brown to olive-brown, glabrous cap; whereas the cap of *L. necator* is dirty, dark olivaceous and slightly velutinous. The stipe of *L. necator* is shorter (1.5-6.5 cm) than the stipe of *L. sordidus* (4-12 cm). Pleuromacrocystidia are on average taller in *L. necator* (43-80 µm) than in *L. sordidus* (35-70 µm). Cheilomacrocystidia however are slightly smaller and less abundant in *L. necator* (30-45 × 5-8 µm) than in *L. sordidus* (35-60 × 5-10 µm). The pileipellis is thicker with broader hyphae in *L. necator* (up to 175 µm with hyphae 3-5 µm broad) compared to the pileipellis in *L. sordidus* (up to 125 µm with hyphae 2-3 µm broad). But in our phylogenetic trees *L. sordidus* and *L. necator* are very close if not conspecific (fig. 1, V). We do not whish to draw any conclusions here. More material and type specimens need to be studied. Because of the morphological differences we tend to think there is no intercontinental conspecificity in this section.

***Lactarius rufus* (Scop.: Fr.) Fr.** – In North West USA we collected several milkcaps that we identified as *L. rufus* var. *parvus* Hesler & A.H. Sm. using the key of Hesler & Smith (1979). Minor morphological differences existed however between our finds and the description of *L. rufus* var. *parvus* in Hesler & Smith (1979). Unfortunately and for unknown reasons, it was particularly hard to extract good quality DNA from these collections, so we obtained too few sequences to arrive to phylogenetic conclusions.

We did compare our *L. rufus* var. *parvus* collections morphologically to European *L. rufus* collections and found that:

- *L. rufus* has larger fruiting bodies than *L. rufus* var. *parvus*, the latter being only 2 to 4 cm high.
- *L. rufus* var. *parvus* has lamellae that are strikingly forking and anastomosing, while this is only occasionally the case in the European *L. rufus* specimens.
- The spore dimensions are slightly larger and the spore ornamentation forms a more complete reticulum in the European material.
- Several hymenium elements have different sizes.

One would be inclined to make a distinction into different species based on the char-

acters summed above. However, both in North America and in Europe, *L. rufus* is known to show a rather large intraspecific morphological variation, partly because it grows in different ecological conditions.

We conclude that more collections and type material need to be studied to come to a conclusion, but we keep in mind that the morphological variation is remarkably high.

***Lactarius torminosus* (Schaeff.: Fr.) Pers.** – *Lactarius torminosus* was described from Europe and is a common species here, but it is believed to occur also in North America. Hesler & Smith (1979) make a distinction between *L. torminosus* var. *torminosus* with unchanging, white latex and var. *nordmanensis* (A.H. Sm.) Hesler & A.H. Sm., with white latex changing to yellow, also on white paper.

We collected the latter variety in Washington, USA. Our collection was deviating from the description of var. *nordmanensis* by the clearly zonate aspect of the pilei, while var. *nordmanensis* is described as azonate.

In the phylogenetic trees, European and American material do not separate into distinct clades (fig. 1, III). This points towards conspecificity, but seen the morphological variability and limited sampling, more study is certainly needed here.

GENERAL DISCUSSION

We observe contrasting biogeographical patterns in different species. *L. controversus* was the only species for which we could prove intercontinental conspecificity between Europe and North America. Conspecificity is rejected for *L. circellatus* and *L. chrysorrheus*. In this latter case of non-conspecificity, the present-day distribution is best explained by ancient migration of the ancestor of the current species over land bridges, such as the Bering land bridge, subsequent isolation and speciation. The directions in which this happened and the time frames are unknown for now.

For *L. controversus* different hypotheses can be formulated to explain its present day distribution:

• A first possibility is recent long-distance dispersal: since *L. controversus* is an epigeous fungus, its spores are capable of being dispersed by wind. There are different studies in which it is hypothesized that the current distribution of a certain fungal species is due to long-distance dispersal, e.g. *Pisolithus* species dispersed from Australia to New-Zealand (Moyersoen et al., 2003). However, it is known that most basidiospores are deposited within a few metres of the parent fruitbody (Kallio 1970, reference in Liang et al. 2004). This makes long-distance dispersal a supposedly rare event. Also, the distance between Australia and New Zealand is much lower than between Europe and Nam.

• Another possibility is that *L. controversus* spread to another continent by the trade of plants used for forestry (in this case *Populus* or *Salix*). The accidental or intentional introductions of ectomycorrhizal fungi by humans are a common and global phenomenon (Vellinga et al. 2008). When container plants are shipped, spores or mycelium can be present in the soil and in this manner hauled with. After World War II large-scale plantations took place all over the world. A result of the introduction of exotic species is that their ectomycorrhizal fungi often moved with them. Some of them can also form mycorrhiza with local hosts and therefore become invasive, e.g. *Amanita phalloides* was introduced and became invasive in North America (Pringle et al. 2009).

Whether *L. controversus* came from Europe to North America or the other way round is not known. Since Poplar plantations are very common and widely distributed, the human introduction hypothesis looks plausible. Especially *Populus xcanadensis*, a hybrid of *P. nigra* (Europe) and *P. deltoides* (America), is a very popular hybrid used in plantations worldwide. A population genetic study, as was done for *Amanita phalloides*, could explore in more detail the phylogeography of *L. controversus*.

A general concluding remark is that comparing milkcaps from Europe and North America requires much more sampling and more well-documented collections than used in this preliminary study. The inclusion of type specimens in the analyses where possible is desirable. Also, a worldwide approach makes more sense to draw biogeographic conclusions.

REFERENCES

Basso M.T. (1999) *Lactarius* Pers. *Fungi Europaei* **8**. Mycoflora, Alassio

Buyck B., Hofstetter V., Eberhardt U., Verbeken A. & Kauff F. (2008) Walking the thin line between *Russula* and *Lactarius*: the dilemma of *Russula* sect. *Ochricompactae*. *Fungal Diversity* **28**: 15-40.

Castresana J. (2000) Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molec. Biol. Evol.* **17**: 540-552.

Drummond A.J. & Rambaut A. (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evol. Biol.* **7**: 214.

Guindon S. & Gascuel O. (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* **52** (5): 696-704.

Hall T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids Symposium Series* **41**: 95-98.

Heilmann-Clausen J., Verbeken A. & Vesterholt J. (1998) The genus *Lactarius*. *Fungi of Northern Europe* **2**. Svampetryk, Denmark.

Hesler L.R. & Smith A.H. (1979) North American species of *Lactarius*. University of Michigan Press, Ann Arbor, 841 p.

Kallio T. (1970) Aerial distribution of the root-rot fungus *Fomes annosus* (Fr.) Cooke in Finland. *Acta forest. Fenn.* **107**: 1-55.

Katoh K., Kuma K., Toh H. & Miyata T. (2005) MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment. *Nucl. Acids Res.* **33**: 511-518.

Katoh K. & Toh H. (2008) Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in Bioinformatics* **9**: 286-298.

Le H.T., Nuytinck J., Verbeken A., Lumyong S. & Desjardin D.E. (2007) *Lactarius* in Northern Thailand: 1. *Lactarius* subgenus *Piperites*. *Fungal Diversity* **24**: 173-224.

Liang Y., Guo L.D. & Ma K.P. (2004) Genetic structure of a population of the ectomycorrhizal fungus *Russula vinosa* in subtropical woodlands in southwest China. *Mycorrhiza* **14**: 235-240.

Liu Y.L., Whelen S. & Hall B.D. (1999) Phylogenetic relationships among ascomycetes: evidence from RNA polymerase II subunit. *Molec. Biol. Evol.* **16**: 1799-1808.

Matheny P.B. (2005) Improving phylogenetic inference of mushrooms with *rpb1* and *rpb2* nucleotide sequences (*Inocybe*; Agaricales). *Molec. Phylogen. Evol.* **35**: 1-20.

Moyersoen B., Beever R.E. & Martin F. (2003) Genetic diversity of *Pisolithus* in New Zealand indicates multiple long-distance dispersal from Australia. *New Phytol.* **160**: 569-579.

Nuytinck J. & Verbeken A. (2003) *Lactarius sanguifluus* versus *Lactarius vinosus* molecular and morphological analyses. *Mycol. Progr.* **2**: 227-234.

Nuytinck J. & Verbeken A. (2005) Morphology and taxonomy of the European species in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales). *Mycotaxon* **92**: 125-168.

Nuytinck J., Verbeken A. & Miller S.L. (2007) Worldwide phylogeny of *Lactarius* sect. *Deliciosi* inferred from ITS and glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase gene sequences. *Mycologia* **99**: 820-832.

Nylander J.A.A. (2004) MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. [Available from: http://www.abc.se/~nylander/].

Posada D. & Crandall K.A. (1998) Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* **14** (9): 817-818.

Pringle A., Adams R.I., Cross H.B. & Bruns T.D. (2009) The ectomycorrhizal fungus *Amanita phalloides* was introduced and is expanding its range on the west coast of North America. *Molec. Ecol.* **18**: 817-833.

Ronquist F. & Huelsenbeck J.P. (2003) MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**: 1572-1574.

Swofford D.L. (2003) PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). v4. 0.b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Van de Putte K., Nuytinck J., Stubbe D., Le H.T. & Verbeken A. (2010) *Lactarius volemus* sensu lato (Russulales) from northern Thailand: morphological and phylogenetic species concepts explored. *Fungal Diversity* **45**: 99-130.

Vellinga E.C. (1988) Glossary. In: Bas C., Kuyper T.H.W., Noordeloos M.E. & Vellinga E.C. (eds.) Flora Agaricina Neerlandica, vol. 1. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 54-64.

Vellinga E.C., Wolfe B.E. & Pringle A. (2008) Global pattern of ectomycorrhizal introductions. *New Phytol.* **181**: 960-973.

Verbeken A. (1996) Biodiversity of the genus *Lactarius* Pers. in tropical Africa. PhD dissertation, Ghent University.

White T.J., Bruns T., Lee S.S. & Taylor J. (1990) Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J. & White T.J. (eds.) PCR protocols: a guide to methods and applications. Academic Press, New York, pp. 315-322

APPENDIX — Specimens used in the phylogenetic analyses. Specimens marked with an asterisk are also extensively studied morphologically in this study. Abbreviations in herbarium numbers: AT = Andrew Taylor, AV = Annemieke Verbeken, BB = Bart Buyck, DA = David Arora, DS = Dirk Stubbe, ED = Elizabet D'hooge, JE = Joseph F. Ammirati, JN = Jorinde Nuytinck, JV = Jan Vesterholt, KD = Kanad Das, KH = Karen Hughes, LTH = Le Thanh Huyen, MTB = Maria Teresa Basso, RH = Ray Halling, RW = Ruben Walleyn, UE = Ursula Eberhardt.

Species	Origin	Herbarium number (Herbarium)	GenBank accession number ITS/LSU/*rpb2*	Abbreviation used in the analyses
L. acris	Germany	UE 014 (UPS)	DQ421988/-/DQ421922	0455acris
L. akahatsu	Thailand	JN 2004-141 (GENT)	EF685097	0406akahatsu
L. alboscrobiculatus var. *alboscrobiculatus*	Thailand	LTH 175 (GENT)	-	0079alboscrobiculatus
L. angiocarpus	Zambia	DA 00-448 (GENT)	-/DQ421981/DQ421921	0101angiocarpus
* *L. atroviridis*	USA, North Carolina	AV 05-306 (GENT)	-	0335atroviridis
* *L. atroviridis*	USA, Tennessee	KH 60041 (TENN)	-	12119atroviridis
L. baliophaeus	Malawi	AV 05-155 (GENT)	-	0403baliophaeus
L. camphoratus	Europe	UE 04.09.2004-5 (UPS)	-	1079camphoratus
* *L. circellatus*	Belgium	ED 2008-04 (GENT)	-	0757circellatusEur
* *L. circellatus*	France	JN 2001-01 (GENT)	-	1062circellatusEur
* *L. circellatus*	Belgium	RW 4218 (GENT)	-	1069circellatusEur
* *L. circellatus* var. *borealis*	USA, Idaho	ED 2008-08 (GENT)	-	0758circellatusNam
* *L. circellatus* var. *borealis*	USA, Idaho	JN 2008-014 (GENT)	-	0787circellatusNam
* *L. circellatus* var. *borealis*	USA, Washington	JN 2008-033 (GENT)	-	0882circellatusNam
L. citriolens	Sweden	UE 20.09.2004-03 (UPS)	DQ422003/-/DQ421931	0837citriolens
* *L. chrysorrheus*	France	ED 2008-20 (GENT)	-	0954chrysorrheusEur
* *L. chrysorrheus*	Belgium	JN 2001-089 (GENT)	-	0989chrysorrheusEur
* *L. chrysorrheus*	Italy	JN 2002-026 (GENT)	-	1064chrysorrheusEur
* *L. chrysorrheus*	Europe	UE 04.10.2002-8 (UPS)	-	0466chrysorrheusEur
* *L. chrysorrheus*	USA, North Carolina	AV 05-359 (GENT)	-	0985chrysorrheusNam
* *L. chrysorrheus*	USA, North Carolina	AV 04-212 (GENT)	-	0952chrysorrheusNam
* *L. chrysorrheus*	USA, Tennessee	KH 61653 (TENN)	-	13390chrysorrheusNam
* *L. controversus*	Denmark	JV 96-301 (GENT)	-	0942controversusEur
* *L. controversus*	Spain	JN 2003-056 (GENT)	-	0943controversusEur
* *L. controversus*	Belgium	ED 2008-19 (GENT)	-	0865controversusEur
* *L. controversus*	USA, Idaho	ED 2008-11 (GENT)	-	0880controversusNam
* *L. controversus*	USA, Wyoming	JN 2003-034 (GENT)	-	0945controversusNam
* *L. controversus*	USA, Wyoming	JN 2003-022 (GENT)	-	0944controversusNam
L. crassiusculus	Thailand	LTH 369 (GENT)	-	0149crassiusculus
L. cyanescens	Malaysia	DS 06058 (GENT)	-	0177cyanescens
L. cyathuliformis	Europe	UE 04.09.2004-3 (UPS)	-	1379cyathuliformis
L. deliciosus	Slovakia	JN 2001-046 (GENT)	AY332557/DQ890394	0405deliciosus

Species	Origin	Herbarium number (Herbarium)	GenBank accession number ITS/LSU/*rpb2*	Abbreviation used in the analyses
L. sp. 1 sect. *Deliciosi*	USA, Idaho	JN 2008-009 (GENT)	-	0764sp1Deliciosi
L. sp. 1 sect. *Deliciosi*	USA, California	JFA 13170 (WTU)	-	0603sp1Deliciosi
L. sp. 1 sect. *Deliciosi*	USA, Idaho	ED 2008-10 (GENT)	-	0759sp1Deliciosi
L. sp. 2 sect. *Deliciosi*	USA, Washington	JFA 13148 (WTU)	-	0602sp2Deliciosi
L. sp. 3 sect. *Deliciosi*	USA, Washington	JFA 13128 (WTU)	-	0601sp3Deliciosi
L. sp. 3 sect. *Deliciosi*	USA, Washington	JFA 13112 (WTU)	-	0600sp3Deliciosi
L. deterrimus	Slovenia	ED 2008-33 (GENT)	-	0886deterrimus
L. flexuosus	Sweden	UE 06.09.2002-1 (UPS)	DQ421992 - DQ421925	0528flexuosus
L. formosus	Thailand	LTH 382 (GENT)	-	0070formosus
L. fuliginosus	Sweden	MTB 97-24 (pers. herb. Basso)	-	0469fuliginosus
L. glyciosmus	Europe	UE 09.09.2004-5 (UPS)	-	1096glyciosmus
L. helvus	Europe	UE08.09.2004-1 (UPS)	-	1081helvus
L. lignyotus	Europe	UE 06.09.2003-5 (UPS)	-	0545lignyotus
L. lilacinus	Belgium	RW 3774 (GENT)	-	0401lilacinus
L. montoyae	India	KD 1065 (GENT)	-	0172montoyae
L. musteus	Europe	UE 11.10.2004-1 (UPS)	-	1601musteus
L. necator	Belgium	RW 1958 (GENT)	-	1066necatorEur
L. necator	Belgium	ED 2008-28 (GENT)	-	0958necatorEur
L. necator	France	AV 04-231 (GENT)	-	0396necatorEur
L. peckii	USA, North Carolina	JN 2004-020 (GENT)	-	0358peckii
L. piperatus	Sweden	UE 09.08.2004-6 (UPS)	DQ422035 - DQ421937	4041piperatus
L. pubescens	Sweden	UE 15.09.2002-2 (UPS)	DQ421996 - DQ421929	0555pubescensEur
L. pubescens	USA, Colorado	JN 2004-008 (GENT)	-	0374pubescensNam
L. quieticolor	Sweden	UE 10.09.2004-1 (UPS)	DQ422002 - DQ421930	0835quieticolor
L. quieticolor	Europe	AT 2003059 (UPS)	-	1088quieticolor
L. quietus	Europe	UE 16.09.2004-6 (UPS)	-	1091quietus
L. romagnesi	France	UE 29.09.2002-6 (UPS)	DQ421989 - DQ421923	0460romagnesi
L. rubrilacteus	USA, Washington	JN 2008-30 (GENT)	-	0765rubrilacteus
L. rubrilacteus	USA, Washington	JN 2008-34 (GENT)	-	0883rubrilacteus
L. rufus	Norway	JN 2002-008 (GENT)	DQ890419	0407rufusEur
L. rufus	USA, Idaho	ED 2008-06 (GENT)	-	0763rufusNam
L. sp. subgen. *Russularia*	Canada, Newfoundland	JN 2007-008 (GENT)	-	0984sprussulariaNam
L. sordidus	Canada, Newfoundland	JN 2007-002 (GENT)	-	0957sordidusNam
L. spinosulus	Europe	AT 2003068 (UPS)	-	0573spinosulus
L. sphagneti	Europe	UE (UPS)	-	1922sphagneti
L. subdulcis	Belgium	JV 2006-024 (GENT)	-	0202subdulcisEur
L. subdulcis	The Netherlands	ED 2008-31 (GENT)	-	0888subdulcisEur
L. subsericatus	Sweden	UE 11.10.2004-8 (UPS)	DQ422011/-/DQ421934	1102subsericatus

Species	Origin	Herbarium number (Herbarium)	GenBank accession number ITS/LSU/*rpb2*	Abbreviation used in the analyses
L. tabidus	Belgium	ED 2008-25 (GENT)	-	0884tabidusEur
L. tabidus	Belgium	ED 2008-26 (GENT)	-	0950tabidusEur
L. aff. tabidus	USA, Idaho	ED 2008-12 (GENT)	-	0760tabidusNam
L. aff. tabidus	USA, Washington	ED 2008-14 (GENT)	-	0867tabidusNam
L. sp. *fabidi*	USA, Washington	ED 2008-17 (GENT)	-	0866sptabidiNam
L. thyinos	Canada, Newfoundland	Andrus Voitk	-	0290thyinos
* *L. torminosus*	Czech Republic	RW 3183 (GENT)	-	0599torminosusEur
* *L. torminosus*	Sweden	JN 2001-25 (GENT)	-	0982torminosusEur
* *L. torminosus*	France	ED 2008-22 (GENT)	-	0791torminosusEur
* *L. torminosus*	USA, Washington	ED 2008-13 (GENT)	-	0868torminosusNam
L. trivialis	Sweden	UE 27.08.2002-17a (UPS)	DQ421991 - DQ421924	0521trivialis
L. vellereus	Sweden	UE 20.09.2004-22 (UPS)	DQ422034 - DQ421936	4040vellereus
* *L. vinaceorufescens*	Canada, Newfoundland	JN 2007-018 (GENT)	-	0953vinaceorufescensNam
L. volemus	Sweden	UE 09.08.2004-5 (UPS)	DQ422008 - DQ421932	1078volemus
Multifurca ochricompacta	USA	BB 02 107 (PC)	DQ421984 - DQ421940	Multifurca ochricompacta
Multifurca furcatus	Costa Rica	RH 7804 (NY)	DQ421994 - DQ421927	Multifurca furcatus
Outgroup				
Russula cyanoxantha	France	UE 29.09.2002-2 (UPS)	DQ422033 - DQ421970	Russula cyanoxantha
Russula albonigra	Sweden	AT 2002064 (UPS)	DQ422029 - DQ421966	Russula albonigra

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 117-131 (2013)

The *Russula xerampelina* complex (Russulales, Agaricomycotina) in North America

Bart Buyck[1] & Slavomír Adamčik[2]

[1] Muséum National d'Histoire Naturelle, Dépt. Systématique et évolution, CP39 UMR7205, F-75005 Paris, France
buyck@mnhn.fr
[2] Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Dúbravská cesta 9, SK-84523 Bratislava, Slovakia
slavomir.adamcik@savba.sk

Abstract. – After a brief recapitulation of the history of *Russula* subsect. *Xerampelinae* in Europe and North America, the authors present an overview of all North American *Russulas* that were at some point in history considered to be a member of this species group. The morphological features of three species described by W.A. Murrill, *R. arnoldae*, *R. cremeirosea* and *R. subvelutina*, are here discussed and illustrated in detail for the first time. As a result, *R. arnoldae* and *R. cremeirosea* are proposed as two extremely similar taxa that should probably be placed in subsect. *Olivaceinae* whereas *R. subvelutina* is a very close relative of *R. praerubriceps* and belongs to either subsection *Rhodellinae* or *Puellarinae*. A key to *Russula* subsect. *Xerampelinae* in North America is provided.

Résumé. Le complexe *Russula xerampelina* (Russulales, Agaricomycotina) en Amérique du Nord. Après un bref récapitulatif de l'histoire de *Russula* sous-section *Xerampelinae* en Europe et en Amérique du Nord, les auteurs présentent une vue d'ensemble de toutes les russules nord-américaines qui ont été, à un moment ou l'autre dans le passé, considérées comme faisant partie de ce groupe d'espèces. Les caractères morphologiques de trois espèces décrites par W.A. Murrill, *R. arnoldae*, *R. cremeirosea* et *R. subvelutina*, sont discutés ici et illustrés en détail pour la première fois. En conclusion, *R. arnoldae* et *R. cremeirosea* sont proposés comme deux taxons extrêmement similaires, qui devraient probablement être placés dans la sous-section *Olivaceinae*, tandis que *R. subvelutina* est un parent très proche de *R. praerubriceps* et appartient à la sous-section *Rhodellinae* ou à la sous-section *Puellarinae*. Une clé des *Russula* sous-section *Xerampelinae* en Amérique du Nord est fournie.

Key words. – *Russula*, taxonomy, type studies, diversity, North America, fungi.

INTRODUCTION

Russula subsect. *Xerampelinae* Singer - or "Fishy russulas" as they are commonly called in America - are a morphologically well-defined group. Melzer & Zvára (1927) were the first to clearly separate this species-group from other *Russula* species on the basis of several characters of their context: (1) a green macrochemical reaction to ferric salt ($FeSO_4$), (2) mild taste, (3) a slowly developing, rusty-brown discoloration when bruised or with age and (4) the development of a distinct fishy smell, particularly when dried. In addition, most *Xerampeli-*

nae produce an ochraceous spore print and possess pileocystidia that react poorly to sulphovanillin. Before the publication of Melzer & Zvára, *Xerampelinae* were included together with often unrelated species in subgeneric taxa with a much wider concept (see table 1 for a chronological overview of the classification of *Xerampelinae*). The latest European monographs on the genus (Sarnari 1998, Knudsen et al. 2008) treat *Xerampelinae* at the rank of subsection within a larger group of mainly ochre to yellow-spored *Russula* species.

As already noted by Buyck et al. (2008) most taxa of fishy russulas have been described from the temperate belt of the northern hemisphere and the group seems to be very rare in

Table 1 – Chronological overview of rank, acceptance of recent taxonomic concept and classification of *Russula* subsect. *Xerampelinae* Singer. The wide concept refers to authors who include *Xerampelinae* in a group comprising taxa recently treated in other groups

Publications	Wide concept	Classification
Fries 1874	yes	III. *Rigidae* Fr.
Quélet 1888	yes	I. *Xanthosporae* Quél. c) *Versicolores* Quél.
Maire 1910	yes	Sect. VII. *Polychromae* R. Maire Subsect. 2: *Integrae* R. Maire
Lange 1926	yes	A. "*Genuinae*" *α Rubescentes*
Singer 1926	yes	sectio II: (1st rank) *Decolorantes* (Maire) Singer
Melzer & Zvára 1927	no	II. *Eurussulae* Melzer et Zvára A) *Gratae* Melzer & Zvára B) *Viridantes* Melzer et Zvára
Singer 1932	no	sect. II. *Decolorantes* (Maire) Singer subsect. II. *Xerampelinae* Singer
Schaeffer 1933	yes	sect. *Gratae* (Melzer et Zvára) Jul. Schäff. subsect. *Xerampelinae* Singer
Konrad & Josserand 1934	no	"*Genuinae* L.E. Lange" sect. II. *Luteogratae* Konrad & Josserand 1. *Viridantes* Melzer & Zvára
Lange 1940	yes	II. "*Genuinae*" B) *Xanthosporae* Quél. § *Versicolores* Quél. a) *Majores* J.E. Lange
Schäffer 1935	yes	*Gratae* Melzer & Zvára sect. *Xerampelinae* Singer
Romagnesi 1967	no	II. *Russula* F) *Polychromae* R. Maire „sect. *Viridantinae* (Melzer & Zvára)"
Singer 1975	no	sect. *Rigidae* (Fr.) Singer subsect. *Xerampelinae* Singer
Einhellinger 1985	no	*Polychromae* R. Maire „subsect. *Viridantinae* (Melzer & Zvára)"
Bon 1988	no	subgen. *Russula* „sect. *Viridantes* (Melzer & Zvára)"
Knudsen & Stordal 1992	no	subgen. *Russula* sect. *Xerampelinae* (Singer) Jul. Schaeff
Sarnari 1998 Knudsen et al. 2008	no	subgen. *Russula* sect. *Polychromae* (R. Maire) Sarnari subsect. *Xerampelinae* Singer
Kriegelsteiner 1999	no	subgen. *Viridantula* Kärcher

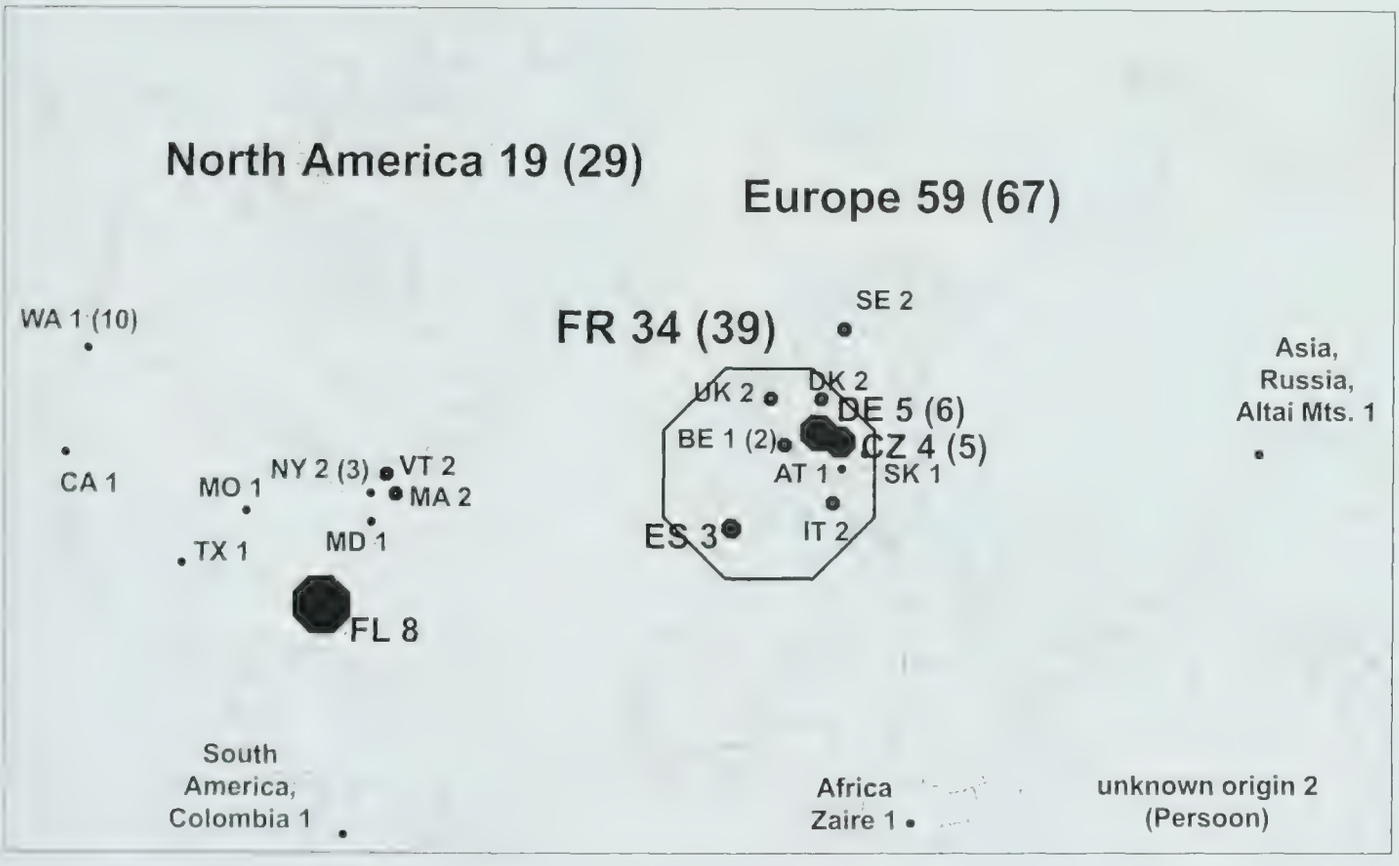


Figure 1 – The world map with numbers of names accepted in the *Russula* section *Xerampelinae* described from several countries and continents before 2008. The size of dot corresponds to number of species. Numbers in parenthesis includes both invalidly or illegitimate and validly published names.

subtropical to tropical vegetations. Worldwide, 94 names of taxa have been published in *Xerampelinae*. Most of these are from Europe, and in particular from France (fig. 1), where the *R. xerampelina*-group accounts for some 59 validly and 8 invalidly published taxa. There exists a remarkable contrast in Europe between the number of species and infraspecific taxa accepted by splitters on the one hand and lumpers on the other. For example, Bon (1988) accepted 38 taxa of *Xerampelinae* to occur in Europe, including the North American *R. squalida* Peck. Reumaux et al. (1996) accepted 32 distinct European taxa, introducing 16 as new to science. The same authors later described six more new *Xerampelinae* (Carteret & Reumaux 1999, 2005). More conservative authors accept a much lower diversity in European *Xerampelinae*: Sarnari (2005) accepted six species and 14 additional names of dubious taxonomic value, whereas Knudsen et al. (2008) accept only seven species for the Nordic countries. The more conservative approach corresponds also to the views of the second author (Adamčik 2002, 2003, 2004, Adamčik & Knudsen 2004), who accepts six species in Europe in addition to a few hardwood-associated species he is less familiar with.

In Europe, most *Xerampelinae* seem to be restricted to a well-defined habitat or a particular host association, or to a specific altitudinal vegetation belt. For example, the *R. graveolens* Romell complex is associated with oaks at lower altitudes, *R. faginea* Romagn. is a strict associate of beech, whereas *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr. occurs with conifers at lower altitudes and is replaced by *R. favrei* M. Moser on calcareous soils at higher altitudes. *R. pascua* (F.H. Møller & Jul. Schaeff.) Kühner is found in alpine and arctic areas. *R. clavipes* Velen. is associated with birch or conifers on peaty soil and grows from lower altitudes up to the boreal-subalpine forests. The latter species is replaced at higher altitudes by *R. nuoljae* Kühner growing with *Betula nana*. Finally, *R. subrubens* (J.E. Lange) Bon is found at all altitudes in association with *Salix*.

For the whole of North America, only 29 names have been described so far in *Xerampelinae* of which nine are invalid. An overview of the geographical origin of published names of fishy russulas is presented in figure 1.

Most of the North American species of *Xerampelinae* were described in the first half of the 20th century. Hesler (1960, 1961) did re-examine most of the type specimens but his descriptions still lack sufficient detail and do not allow for precise identification according to modern criteria. Hesler refrained from making any comments on the infrageneric placement of the various taxa for which he had examined the types. Singer (1942, 1958) on the other hand has been synonymizing several species, particularly among Murrill's species, but without stating clearly whether his opinion was based on a personal re-examination of the types or whether this was solely based on published descriptions.

Partly because of the continuing lack of modern microscopic studies for American taxa, many of the European names are increasingly misapplied to American species. Whereas Burlingham's monograph (1915) mentions only *R. squalida* Peck and *R. serissima* Peck in addi-

Table 2 – Chronological list of validly published North American taxa reported in the past as belonging to *Xerampelinae*.

Species	Protologue	Type locality (state)	First report of relation to *Xerampelinae*	Other type studies
R. compacta	Peck 1879	New York	Singer 1939	Singer 1943, Hesler 1960
R. atropurpurea	Peck 1888	New York	Beardslee 1914	Hesler 1960, Adamčík & Buyck 2011
R. subvelutina	Peck 1906	Missouri	Singer 1951	
R. squalida	Peck 1907	later nomenclatural synonym of *R. atropurpurea*		
R. serissima	Peck 1910	Massachusetts	Burlingham 1915	Singer 1942, Hesler 1960, Adamčík & Buyck 2011
R. fucosa	Burlingham 1924	Vermont	protologue	Hesler 1961, Adamčík & Buyck 2011
R. pseudolepida	Singer 1939	Maryland	Singer 1948	Hesler 1960
R. arnoldae	Murrill 1940	Florida	Singer 1951	
R. floridana	Murrill 1940	Florida	Singer 1958	Singer 1958, Hesler 1960, Adamčík & Buyck 2010
R. praerubriceps	Murrill 1943	Florida	Singer 1958	Singer 1958, Hesler 1960, Adamčík & Buyck 2010
R. levyana	Murrill 1945	Florida	Singer 1951	Singer 1958, Hesler 1960, Adamčík & Buyck 2010
R. obscuriformis	Murrill 1945	Florida	Singer (on herb. label)	Hesler 1960, Fatto 1998, Buyck & Adamčík 2011
R. sericella	Murrill 1945	Florida	Singer (on herb. label)	Hesler 1960, Buyck & Adamčík 2011
R. cremeirosea	Murrill 1946	Florida	protologue	Hesler 1960, Fatto 1998
R. xerampelina var. *semirubra*	Singer 1958	Massachusetts	protologue	Hesler 1960, Adamčík & Buyck 2011
R. viridofusca	Grund 1979	Washington	protologue	
R. grundii	Thiers 1997	California	protologue	Adamčík et al. 2010
R. pseudoolivascens subsp. *squalens*	Kärcher 2002	Vermont	protologue	
R. texensis	Buyck et al. 2008	Texas	protologue	
R. ochrifloridana	Adamčík et al. 2010	Florida	protologue	

tion to the European *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr., the most recent identification key to *Russula* species in the northeastern United States (Kibby & Fatto 1990) reports for *Xerampelinae* only two native American species (*R. fucosa* Burl. and *R. floridana* Murrill [as accepted name for *R. xerampelina* var. *semirubra*]) but nine European taxa. Also the recent *Russula* monograph for California (Thiers 1997) reports only two native American but three fishy russulas of European origin. For the West Coast, there have been some PhD studies on the genus *Russula* and although these did not result in official publications, some of the introduced names in these studies are now creating confusion. Roberts (2008) for example uses in her PhD, which is available for download on the internet, the invalid combination of *R. semirubra* for Singer's variety, as well as the equally invalid *R. isabelliniceps* Grund, one of the 9 "*nomina provisoria*" proposed by Grund (1965) for *Xerampelinae* in his PhD on *Russula* in Washington state.

As modern microscopic revisions of many *Russula* types have never been published, the study of this group on the American continent continues to be very difficult. With this paper, the authors conclude their morphological revision of doubtful or ignored American taxa that have been related to *R. xerampelina*.

MATERIAL AND METHODS

This study is solely based on revision of existing type material. All taxa that were at some point in time related to *Xerampelinae* have been re-examined (see table 2).

Micromorphological characters were observed using an Olympus CX-41 and a Nikon Eclipse E400 microscopes under oil-immersion lenses at a magnification of 1000x. All drawings of microscopic structures, with the exception of spores, were made with a 'camera lucida' using a Nikon Y-IDT drawing attachment at a projection scale of 2400x. Contents of hymenial cystidia and pileocystidia are indicated schematically in the illustrations, with the exception of a single element where contents are indicated as observed in Congo red preparations from dried material. Spores on the lamellae were observed in Melzer's reagent. All other microscopic observations were made in ammoniacal Congo red, after a short aqueous KOH pre-treatment to improve tissue dissociation through gelatinous matrix dissolution. All tissues were also examined for the presence of ortho- or metachromatic contents or incrustations in Cresyl blue as explained in Buyck (1989).

Spores were scanned with an Olympus Artcam camera and measured using Quick Micro Photo (version 2.1) software. Enlarged scanned pictures of spores were used for measuring with an accuracy of 0.1 µm and for drawing. Q gives length/width ratio of the spores. Measurements exclude ornamentation. Statistics for measurements of microscopic characters are given as a mean value (underlined) plus/minus standard deviation and are based on 30 measurements. Values in parentheses give measured minimum or maximum values. An estimate for spore ornamentation density is given following Adamčík and Marhold (2000).

Names for infrageneric taxa follow the classification proposed by Sarnari (1998).

TAXONOMY

In this overview the species are presented in alphabetical order.

***Russula arnoldae* Murrill**, *Bull. Torrey bot. Club* **67**: 57 (1940) Figures 2-7

Original description: *Pileo convexo-depresso, 8–9 cm. lato, atropurpureo, sapore grato; sporis globosis, 6–8 µ, stipite roseo, 7 × 1.5 cm.*

Pileus convex to slightly depressed, solitary, 8–9 cm. broad; surface slightly viscid, pruinose to glabrous, smooth, atropurpureous, darker at the center; margin even, entire, not peeling readily; context thick, white, unchanging, odorless, mild; lamellae adnate, some forked at the base, equal, broad, medium distant, entire, pallid to flavous; spores globose to subglobose, spinulose, ochroleucous under microscope, 1-guttulate, 6–8 µ; stipe subequal, smooth, glabrous, roseous, 7 × 1.5 cm.

Type collected by Lillian E. Arnold on the ground in a high hammock at Sugarfoot, near Gainesville, Fla., Sept. 25, 1938 (F 18230) [FLAS F18230]. A very handsome, highly colored species with yellow, spinulose spores and mild flesh.

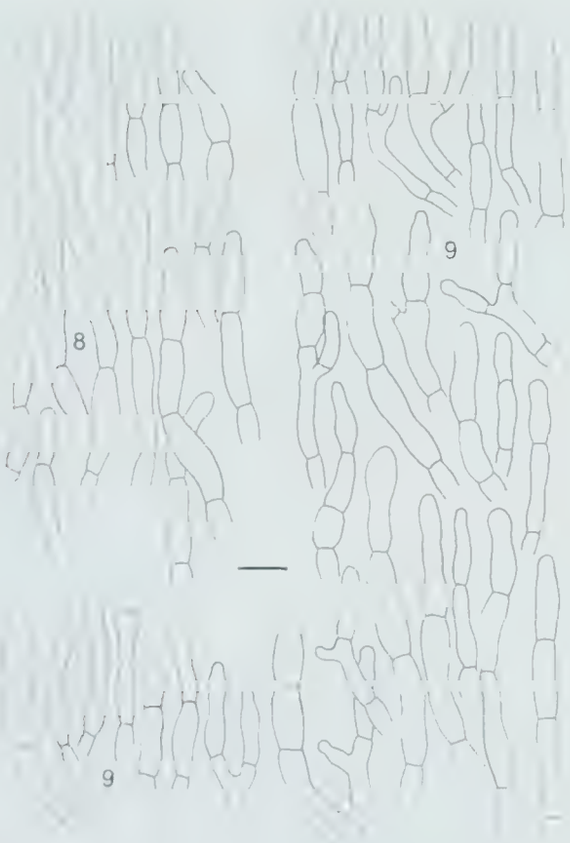
Microscopic features based on the holotype – Spores shortly ellipsoid, (8.3-) 8.7-9.2-

Figures 2-3 – *Russula arnoldae* (holotype). 2: hyphal terminations in cap centre, 3: hyphal terminations near cap margin. Scale bar = 10 µm.

Figures 4-7 – *Russula arnoldae* (holotype). 4: basidia, 5: basidiola, 6: spores in Melzer's reagent, 7: hymenial cystidia with contents indicated in one element as seen in Congo red. Scale bar = 5 µm for spores, 10 µm for the other elements.

9.7 (-10.2) × (7.1-) 7.4-7.8-8.2 (-8.5) µm, Q = (1.07-) 1.13-1.18-1.23 (-1.26), ornamentation composed of relatively dispersed, hemispherical to conical warts [(3-) 4-6 (-7) warts in a circle of 3 µm diam. on the spore surface], measuring 0.9-1.1 µm high, with occasional line connections (0-2 (-3) line connection in the circle) or fused in pairs or short chains (0-2 (-3) fusions in the circle). Suprahilar spot distinctly amyloid. **Basidia** 39-43.4-47 (-52) × (12-) 12.5-13.7-14.5 (-16) µm, 4-spored, clavate-pedicellate; basidiola first cylindrical or ellipsoid, then broadly clavate. **Subhymenium** pseudoparenchymatic. **Lamellar trama** mainly composed of large sphaerocytes. **Hymenial cystidia** very dispersed, less than 350/mm^2, measuring (64-) 71-81.4-92 (-103) × (9-) 11-12.3-14 µm on sides, clavate or fusiform, pedicellate, obtuse or mucronate to appendiculate with a 2.5-7.0 µm long appendage, with thin-walled to slightly thickened walls (<1 µm thick), with indistinct heteromorphous contents restricted to the upper part. **Marginal cells** not differentiated. **Pileipellis** orthochromatic in Cresyl blue, not sharply delimited from the underlying sphaerocytes of the context, vaguely divided in a dense, rather poorly gelatinised, ca. 60 µm deep subpellis of irregularly oriented 3-5 µm wide hyphae and 60 µm deep suprapellis of dense ascending more gelatinised hyphae, composed only of endings of generative hyphae. Pileocystidia and incrustations absent. Hyphal endings near cap margin thin-walled, the terminal cells measuring (8.5-) 11.5-18.6-25.5 (-36.5) × 4.0-4.8-5.5 (-6.0) µm, usually regularly cylindrical, sometimes also fusiform, obtuse or rarely with a terminal constriction, subapical cells of same width, some branching. Hyphal endings in cap centre similar but less regular compared to those on margin, the terminal cells measuring (11-) 14.5-22.3-30.0 (-43) × (3-) 3.5-4.2-4.5 (-6) µm. **Caulocystidia** absent. **Clamp connections** absent in all parts.

Commentary To our knowledge, *R. arnoldae* has never been recollected since Murrill's original description. Hesler (1960) studied the type but without commenting on its possible systematic placement. Although nothing in the original description points in the direction of the *R. xerampelina* group, Singer (1951) classified it in subsection *Xerampelinae* reducing it to a mere colour form of *R. xerampelina* s.l.



Figures 8-9 – *Russula cremeirosea* (holotype). 8, hyphal terminations in cap centre, 9: hyphal terminations near cap margin. Scale bar = 10 µm.

Figures 10-13 – *Russula cremeirosea* (holotype). 10: basidia, 11: basidiola, 12: spores in Melzer's reagent, 13: hymenial cystidia with contents indicated in one element as seen in Congo red. Scale bar = 5 µm for spores, 10 µm for the other elements.

Our own examination of the type of *R. arnoldae* reveals that this bright coloured species is microscopically characterized by its spores having mostly isolated warts and a distinct and strongly amyloid suprahilar spot, furthermore also by the complete absence of dermatocystidia and primordial hyphae in both cap and stipe surface. In a European context, this rare combination of characters would be immediately indicative of *Russula* subsect. *Olivaceinae* Singer (the species in subsection *Auratinae* Bon have similar characters but possess distinct caulocystidia). Several other characters of *R. arnoldae* concur with such a placement: presence of pinkish red colours on the stipe, type of spore ornamentation, mild taste and dark spore print as suggested by the "flavous" gills. We therefore exclude it here from *Xerampelinae*.

Russula atropurpurea Peck, *Rep. (annual) New York State Mus. nat. Hist.* **41**: 75 (1888)

≡ *Russula squalida* Peck, *Bull. N. Y. State Mus.* **116**: 80 (1907).

Commentary – This is a good species of *Xerampelinae* that was recognized as such already by Beardslee (1914) and Burlingham (1915). Unfortunately, there have been later nomenclatural complications which are discussed in more detail by Adamčík & Buyck (2011).

Russula compacta Frost in Peck, *Rep. (annual) New York State Mus. nat. Hist.* **32**: 32 (1879)

Commentary – In the protologue, Peck classified this species in section *Compacta*, which corresponds to *Russula* subg. *Compacta* in most recent classifications (e.g. Sarnari 1998). Many characters typical for this subgenus are indeed mentioned in the protologue, such as polydymous gills and dull colours of the basidiomata. However, because of the strong disagreeable smell that develops during drying and because of the distinctly browning context upon injury and its green discolouration in contact with iron sulphate, Singer (1939, 1943) classified this species in subsect. *Xerampelinae*. Shaffer (1970), who had studied Peck's material (one of Peck's collections is provided with his annotation label from 1960 designing this collection as lectotype), fully re-described the species and placed it in sect. *Ingratae* Quél. subsection *Crassotunicatae* Singer, clearly ignoring its typical *Xerampelinae*-characters. We totally agree with Shaffer that the absence of an amyloid suprahilar spot and the presence of polydymous gills exclude any possible relationship with *Xerampelinae*.

Russula cremeirosea Murrill, *Lloydia* **8** (4): 265 (1946) Figures 8-13

Original description: *Pileo convexo-subdepresso, 7 cm lato, glabro, roseo cremeoque, grato; lamellis adnatis, subconfertis; sporis globosis, spinulosis, stramineis, 6–8 μ; stipite glabro, albido, roseitincto, 5 ×1.7 cm.*

Pileus convex to slightly depressed, solitary, 7 cm. broad; surface smooth, glabrous, rose and cream, margin even, entire, incurved on drying; context thin, white, unchanging, odorless, mild; lamellae adnate, mostly equal, some forked, rather narrow, subcrowded, yellow at maturity; spores globose or subglobose, densely spinulose, stramineous, 6–8 μ; stipe equal, smooth, glabrous, white with a faint pink blush, somewhat discolored on drying, 5 ×1.7 cm.

Type collected by W. A. Murrill under oak at Newnan's Lake, near Gainesville, Fla., July 9, 1938 (F9326) [FLAS F9326]. *The pileus is slightly sticky when moist. After prolonged drying it assumes a uniform, dull, old-rose color. There are no cheilocystidia. Near R. xerampelina Fr.*

Microscopic features based on the holotype – Spores (7.9-) 8.2-8.7-9.1 (-9.8) × (6.8-) 7.3-7.6-8.0 (-8.3) μm, subglobose to shortly ellipsoid, Q = (1.08-) 1.1-1.14-1.18 (-1.24), ornamentation of dispersed, mostly conical spines [(3-) 4-6 (-7) in a 3 μm diam. circle on the spore surface], measuring 1.0-1.2 μm high, with rare line connections [0-1 (-2) line connections in the circle], locally fused in short chains [0-2 (-3) fusions in the circle]. Suprahilar spot distinctly amyloid. **Basidia** (34-) 36.5-39.5-42.5 (-46) × (12.5-) 13.5-14.3-15.0 (-15.5) μm, 4-spored, clavate-pedicellate; basidiola cylindrical, later indistinctly clavate. **Subhymenium** pseudoparenchymatic. **Lamellar trama** mainly composed of large sphaerocytes. **Hymenial cystidia** difficult to count but probably numerous (close to 1600/mm²), measuring (48-) 50.0-58.4-66.5 (-78) × (8-) 9.5-10.8-12.5 (-13) μm on sides, clavate or fusiform-pedicellate, mostly obtuse, occasionally with a short appendage (up to 3 μm long), with poor heteromorphous SV- contents in upper part and thin- to slightly thickened walls (< 1 μm). **Marginal cells** undifferentiated. **Pileipellis** bright red in sulfovanillin almost like in *R. velutipes* Krombh., not sharply delimited from the underlying sphaerocytes of the context, divided in a dense, rather poorly gelatinised, ca. 40 μm deep subpellis composed of mostly horizontally oriented hyphae and a less dense, ca. 50 μm deep suprapellis of ascending hyphae. Pileocystidia and incrustations absent. Hyphal endings thin-walled, with weakly metachromatic walls, near cap margin with terminal cells measuring (10-) 12.5-17.1-21.5 (-27) × (3-) 3.5-4.4-5.5 (-7) μm, subcylindrical, fusiform, or subapically slightly constricted; subapical cells of same width, occasionally branched. Hyphal endings in the centre of pileus similar to those near the margin, (11.5-) 14.5-17.4-20.5 (-24.0) × (3-) 3.5-4.4-5.0 (-6.0) μm. **Caulocystidia** absent. **Clamp connections** absent in all parts.

Commentary – This species has been related to *R. xerampelina* since its original description, although it lacks the typical features of *Xerampelinae*. Once again, this is another *Russula* that has, to our knowledge, never been reported since it was first described. As is evident from our re-examination of the type specimen, the microscopic features of *R. cremeirosea* are nearly identical to those of *R. arnoldae*, and so are many other characters cited in the protologue (pale yellow spore print, mild flesh, reddish stipe, approximately the same dimensions of basidiomata, glabrous cap). *R. cremeirosea* differs nevertheless by its apparently less robust appearance (striated cap margin, thin flesh) and by its cap colour (pink-cream versus dark purple). Apart from the much smaller and more abundant pleurocystidia in *R. cremeirosea*, there is however absolutely nothing to help distinguish these type specimens under the microscope. Both species most likely belong to *Olivaceinae* and future collections should make it possible to appreciate correctly whether we are dealing with one single or two extremely close taxa.

Russula floridana Murrill, *Bull. Torrey bot. Club* **67**: 57 (1940)

Commentary – *R. floridana*, yet another of Murrill's species that has never been reported again since its original description, was synonymized incorrectly by Singer (1958) with his own *R. xerampelina* var. *semirubra* Singer (and followed therein by most later authors, for example Kibby & Fatto 1990). Based on their own re-examination of the type, Adamčík

& Buyck (2010) excluded *R. floridana* from *Xerampelinae* and suggested a possible placement in *Russula* subsect. *Rhodellinae* (Romagn.) Bon or subsect. *Puellarinae* Singer.

Russula fucosa Burl., *Mycologia* **16** (1): 20 (1924)

Commentary – This beautiful, bright red but probably quite uncommon species of *Xerampelinae* is one of the most frequently reported representatives of this subsection on the east coast. It is discussed in detail by Adamčík & Buyck (2011).

Russula grundii **Thiers**, *Mycotaxon* **63**: 349 (1997)

Commentary – *R. grundii* is clearly a good member of *Xerampelinae* and still only known from the type collection. It is characterized by a pale yellow cap and low spore ornamentation, both quite unusual features in *Xerampelinae*. A detailed study of the type was published by Adamčík et al. (2010).

Russula levyana Murrill, *Lloydia* **7** (4): 311 (1945)

Commentary – This species has recently been recollected in Texas (Adamčík & Buyck 2010) and Florida (Buyck unpubl.). Contrary to the opinion of Singer (1958) who synonymized it with his own *R. xerampelina* var. *semirubra*, *R. levyana* is a distinct and good species of *Xerampelinae* that is probably associated with three needle pines such as *Pinus palustris* or *P. taeda* in the southeastern United States (Adamčík & Buyck 2010).

Russula obscuriformis Murrill, *Lloydia* **7** (4): 312 (1945)

Commentary – Singer examined the type specimen and left a note with the specimen stating that *R. obscuriformis* = *R. sericella* Murrill = *R. xerampelina*. After re-examination of the type specimens for these three taxa, Buyck & Adamčík (2011) confirmed the placement of *R. obscuriformis* in *Xerampelinae* (but not the proposed synonymies), probably in the vicinity of *R. texensis* because of the very irregular, tapering hyphal terminations in the pileipellis.

Russula ochrifloridana Adamčík, Mitchell & Buyck, *Cryptog., Mycol.* **31** (4): 364 (2011)

Commentary – *R. ochrifloridana* has recently been described on a single collection as a close and rare relative of *R. levyana*. It differs from *R. grundii*, another pale coloured taxon in *Xerampelinae*, by the more elongated spores, the distinctly wider hyphal terminations in the pileipellis and the mostly two or more celled pileocystidia (Adamčík et al. 2010).

Russula praerubriceps Murrill, *Lloydia* **6** (3): 215 (1943)

Commentary – As in the case of *R. floridana* (see above), it is very surprising that a taxon with an almost white spore print, odourless flesh and unchanging context was synonymized by Singer (1958) with a member of subsect. *Xerampelinae*. Adamčík & Buyck (2010) suggested that the two species are very closely related but with *R. praerubriceps* differing in the thick-walled pileocystidia and the very long, attenuated, terminal cells near the cap margin.

Russula pseudoolivascens **subsp.** ***squalens*** Kärcher, *Z. Mykol.* **68** (2): 177 (2002)

Commentary – Kärcher (2002) described this American subspecies of a European taxon on the basis of its shining, green cap with greyish tints and a more glutinous pileipellis (ixotrichoderm). In the absence of microscopic differences with *R. clavipes* Velen., Adamčík (2004) considered the European type variety and *R. clavipes* to be a single species with a wide ecological amplitude (broad range of host trees and climatic conditions), but mostly restricted to marshy, moist soil. This view seems supported by unpublished molecular data which confirm that *R. pseudoolivascens* subsp. *pseudoolivascens* and *R. clavipes* share an identical ITS sequence (Adamčík & Eberhardt 2007).

Our own observations on the type of the American subsp. *squalens* reveal slight differences with the European material such as slightly lower spore ornamentation and less inflated subcylindrical hyphal terminations near the cap margin. It therefore remains possible that this is a distinct taxon from the European *R. clavipes*.

Russula pseudolepida Singer, *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **55**: 251 (1939)

Commentary – This species was based on a collection by Kauffman originally determined as *R. lepida*. Singer (1939, 1942) first placed *R. pseudolepida* in subsection *Lepidinae* (Melzer & Zvára) Singer, but later (Singer 1948, 1951) transferred it to *Xerampelinae*. The correct classification of *R. pseudolepida* requires further type studies, but characters described in the original diagnosis do not suggest this can be a member of the *R. xerampelina* group.

Russula sericella Murrill, *Lloydia* **7** (4): 313 (1945)

Commentary – Singer, on an annotation label associated with the type of *R. sericella*, synonymized this species (as well as *R. obscuriformis*) with the European *R. xerampelina*. Buyck & Adamčík (2011) re-examined the type specimen and concluded that *R. sericella* was a good species that probably belongs to *Russula* subgen. *Russula* or *Tenellula*.

Russula serissima Peck, *Bull. New York State Mus. nat. Hist.* **139**: 44 (1910)

Commentary – This is another Peck species that belongs in *Xerampelinae* as already suggested by Burlingham (1915). A detailed discussion of this species, based on the re-examination of the type specimen and several recent collections, can be found in Adamčík & Buyck (2011).

Russula subvelutina Peck, *Bull. Torrey bot. Club* **33**: 215 (1906) Figures 14-20

Original description: *Pileus firm, convex or slightly depressed in the center; dry, minutely pubescent or velvety tomentose, even on the margin, dark-red or crimson, sometimes a little darker in the center; cuticle adnate, flesh white, thick, taste sweet; lamellae moderately close, adnate, sometimes forked at the base, white, becoming creamy-yellow, the interspaces venose; stem equal or tapering downward, stuffed or spongy within, not polished, white tinged with red; spores nearly smooth, subglobose, pale yellow, 7–10 μ broad*

Pileus 5–11 cm broad; stem 5–10 cm long, 10–15 mm thick

Figures 14-16 – *Russula subvelutina* (holotype). 14: pileocystidia, with contents indicated in one element as seen in Congo red, 15: hyphal terminations in cap centre, 16: hyphal terminations near cap margin. Scale bar = 10 μm.

Figures 17-20 – *Russula subvelutina* (holotype). 17: basidia, 18: basidiola, 19: spores in Melzer's reagent, 20: hymenial cystidia with contents indicated in one element as seen in Congo red. Scale bar = 5 μm for spores, 10 μm for the other elements.

Near St. Louis, Missouri. August. This is one of the most beautiful red russulas. N. M. Glatfelter [NY 760994].

Externally it resembles R. ochrophylla Peck, from which it may be separated by its less glabrous pileus and its paler spores and lamellae.

Microscopic features based on the holotype – Spores subglobose to shortly ellipsoid, (7.1-) 7.6-8.0-8.5 (-8.7) × (6.5-) 6.7-7.0-7.4 (-7.9) µm, Q = (1.03-) 1.1-1.14-1.19 (-1.26), ornamentation relatively dense [(6-) 7-10 (-12) warts in the 3 µm diam. circle on spore surface], composed of low, obtuse warts, 0.5-0.6 µm high, many interconnected by line connections [2-7 line connection in the circle] or fused in short or long ridges [0-4 (-6) fusions in the circle], into a subreticulate pattern. Suprahilar spot amyloid. **Basidia** (38-) 43.5-47.4-51.0 (-55) × (13-) 13.5-14.2-15.0 (-16.5) µm, 4-spored, clavate-pedicellate; basidiola first ellipsoid, then broadly clavate or cylindrical. **Subhymenium** pseudoparenchymatic. **Lamellar trama** mainly composed of large sphaerocytes. **Hymenial cystidia** dispersed, ca. 600/mm², measuring (68.0-) 77.0-85.9-95.0 (-102.0) × (9.5-) 10.0-11.2-12.5 (-14.0) µm on sides, mostly fusiform to clavulate, with obtuse, mucronate to appendiculate tips, appendage (3-) 4.5-10.5 (-12) µm long, thin- to slightly thick-walled. **Marginal cells** not differentiated. **Pileipellis** orthochromatic in Cresyl blue, not sharply delimited from the underlying sphaerocytes of the context, vaguely divided in a dense, rather poorly gelatinized, ca. 30 µm deep subpellis and a less dense ca. 70 µm deep suprapellis of repent to ascending hyphae that are often clustered on tips into pyramidal structures; subpellis sharply delimited and composed of intricate hyphae. Incrustation absent. Hyphal endings thin-walled, near cap margin with mostly very long subulate, irregularly constricted to moniliform terminal cells measuring ca. 28.5-68.8-95.0 × 3.5-4.6-6.0 µm, at the tips 2.0-2.5 µm wide; subapical cells usually wider and branched; hyphal endings in the cap centre ca. 18-34-67 × 3.0-4.0-7.5 µm large, similar but often much shorter compared to those on margin. Pileocystidia numerous and very distinct, without septa, (77-) 83.5-95.3-107 (-120) × (7.5-) 8.5-9.4-10.5 (-11.5) µm, mostly clavate and obtuse, with distinct heteromorphous, SV- contents, and slightly thickened walls (ca. 0.5-1.0 µm), not continuing in underlying trama. **Clamp connections** absent in all parts.

Commentary – *R. subvelutina* Peck was apparently one of Peck's better known taxa and was frequently reported by contemporary colleagues (e.g. Beardslee 1918, Burlingham 1915). It was variously classified: Singer (1939) first placed it in section *Rigidae* subsection *Lepidinae* – an opinion that was shared even recently by Kibby & Fatto (1990) – and later in *Xerampelinae* (Singer 1951). A good type revision of this species was never published and more recent collections of this species have not been reported.

Our re-examination of the type of *Russula subvelutina* reveals now a species that is in all respects very similar to *R. praerubriceps* Murrill (Adamčík & Buyck 2010). *R. subvelutina* is another small to medium-sized red *Russula* with pale spore print and mild flesh. It differs microscopically from the former only in the lower and somewhat more reticulate spore ornamentation. It is clearly not related neither to *R. xerampelina* nor to *R. lepida* (Fr.) Fr.

Russula texensis Buyck, Adamčík & Lewis, *Cryptog., Mycol.* **29** (2): 121-128 (2008)

Commentary – A rare species, only known from the type locality in Texas, and probably very close to *R. obscuriformis* Murrill (see above) with which it shares similar microscopic features.

Russula viridifusca Grund, *Mycotaxon* **9** (1): 94 (1979)

Note – The original spelling is "*viridofusca*" but the correction is mandatory (see ICBN Rec. 60G.1.a. and Art. 60.8).

Commentary – The mention of the typical olive-coloured $FeSO_4$ reaction and rusty-brown discolouring flesh leave no doubt about its placement in *Xerampelinae*, even if its smell has been described as not distinctively fishy. To our knowledge, Grund's species has never been reported since its original description. The very large spores with isolated spines and the large and voluminous pileocystidia are reminiscent of both *R. atropurpurea* Peck and *R. serissima* Peck from which it differs by the much wider,

clavate hyphal terminations in the pileipellis, measuring 20-40 × 10-12 µm (versus < 6 µm wide in *R. serissima* – see Adamčík & Buyck 2011).

Russula xerampelina* var. *semirubra Singer, *Sydowia* **11**: 218 (1958)

Commentary – The many nomenclatural and taxonomic issues that are related with Singer's doubtful taxon are discussed in detail by Adamčík & Buyck (2011).

CONCLUSIONS

At the time when the authors initiated their studies on North American fishy *Russula* species, the number of generally accepted native taxa in North American *Xerampelinae* was low. Only five East coast taxa, i.e. *R. atropurpurea* Peck (usually referred to as *R. squalida* Peck), *R. serissima* Peck, *R. fucosa* Burl., *R. xerampelina* var. *semirubra* Singer and the recently described *R. pseudoolivascens* subsp. *squalens* Kärcher, as well as two West coast species – *R. grundii* Thiers and *R. viridifusca* Grund – were recognized to occur side by side with a higher number of European taxa. Our extensive literature survey for possibly related taxa or previously proposed synonyms, yielded over 20 different species that might possibly represent *Xerampelinae* and for which we then have studied the type specimen. As a result of these type studies, *R. xerampelina* var. *semirubra* has become a synonym of *R. fucosa* Burl., whereas *R. levyana* Murrill and *R. obscuriformis* Murrill are now considered to represent ignored but good species in *Xerampelinae*. All other previously believed synonyms of one of the above mentioned taxa are in reality unrelated to *Xerampelinae*. We did not yet find any European taxon in *Xerampelinae* to be present in North America.

On the other hand, recent collections made by the senior author have resulted in the description of new taxa: *R. texensis* Buyck, Adamčík & Lewis and *R. ochrifloridana* Adamčík, Mitchell & Buyck.

As a result of the above, we can now propose the following tentative key to subsection *Xerampelinae* in the United States:

1. The terminal cells of the hyphal endings *near the cap margin* are mostly attenuated, distinctly tapering towards the tips or sometimes very narrow and unusually long. 2

1. The terminal cells of the hyphal endings *near the cap margin* are cylindrical to clavate and never unusually long. 6

2. Most terminal cells of hyphae *near the cap margin* are typically very narrow and unusually long (50-100 µm) and often clustered together at the tips; they may be distinctly shorter in the cap centre. Pileus velvety, variegated, in tones of purple, red, brown or greenish brown. Distinctly browning context. Mixed and coniferous forests of Northeastern North America. ..... ***R. atropurpurea* Peck**

2. The large majority of the terminal cells *near the cap margin* are not unusually long and narrow, with tips clustered or not. .. 3

3. Cap never bright red, dominant tones of pinkish red, wine red, lilac to purple, no green or brown dominant colours. 4

3. Cap either bright scarlet red or orange red with sometimes discoloured centre or variegated with tones of brown, green or paler ochraceous, yellow, cream etc. 5

4. Pileocystidia common and distinct, large and ca 8-14 µm diam. A rare species only known from floodplain hardwoods in Texas. ..... ***R. texensis* Buyck, Adamčík & Lewis**

4. Pileocystidia rare and indistinct, up to 8 µm wide. A rare species only known from Florida. ..... ***R. obscuriformis* Murrill**

5. Pileus bright red to orange red or with discoloured centre, spores with prominent spines. In mixed forests along the East coast. ..... ***R. fucosa* Burl.**

5. Pileus a mixture of green, grey, brown or purple colours, spore with low ornamentation. Possibly a more northern species, known only from Vermont, under *Betula populicola*. ..... ***R. pseudoolivascens* subsp. *squalens* Kärcher**

6. Spores on average > 9 µm diam., cap never uniformly bright red. Conifers (pine only?) 7

6. Spores on average < 9 µm diam. Conifers and deciduous trees. 8

7. Terminal cells of hyphae *near the cap margin* > 6 µm diam. Western species of variable yellow-green colours (sepia, green, olive, yellow, cream, etc...). Known only from Washington, coniferous forests. ..... ***R. viridifusca* Grund**

7. Terminal cells of hyphae *near the cap margin* < 6 µm diam. Eastern species of variable colours (purple, green, brown, etc...). Coniferous forests. ..... ***R. serissima* Peck**

8. Cap bright red to wine red, sometimes locally discoloured. 9

8. Cap differently coloured. 10

9. Cap bright red to wine red, discolouring rapidly. Terminal cells in the centre of cap up to 4 µm wide. Common under 3-needle pines in southeastern states. ..... ***R. levyana* Murrill**

9. Cap of usually intensely bright red that may discolour in the centre. Terminal cells in the centre of cap wider than 4 µm. Mixed forests along east coast, rare in the south. ..... ***R. fucosa* Burl.**

10. Cap pale with ochraceous to yellow colours, spore ornamentation low. 11

10. Cap with green, grey, brown and purple tints, spore ornamentation low. Known only from Vermont, with *Betula populicola*. ..... ***R. pseudoolivascens* subsp. *squalens* Kärcher**

11. Spores subglobose to shortly ellipsoid (Q = 1.25), entire cap ochraceous. A western species known only from oak forests in California. ..... ***R. grundii* Thiers**

11. Spores distinctly ellipsoid (Q > 1.25), cap yellow with white margin. A southeastern species associated with three-needle pines in Florida. ... ***R. ochrifloridana* Adamčik, Mitchel & Buyck**

ACKNOWLEDGEMENTS

Curators of herbaria FLAS and NY are acknowledged for loans of type specimens. A study visit to the Paris' Herbarium by Adamčik was funded through the Synthesys program of the European Union (FR TAF 3122, FR TAF 5110), EDIT integrating research project JPA 5 IRG and his further studies by national grant (Vega 2/0028/11). Overseas travel of the senior author has been funded by the research program "État et structure phylogénétique de la biodiversité actuelle et fossile" (Dir. Ph. Janvier) of the Paris' Museum.

REFERENCES

Adamčík S. (2002) Taxonomy of the *Russula xerampelina* group, Part 2 – Taxonomic and nomenclatural study of *Russula xerampelina* and *R. erythropoda*. *Mycotaxon* **82**: 241-267.

Adamčík S. (2003) *Russula faginea* and similar taxa. *Czech Mycol.* **54**: 177-191.

Adamčík S. (2004) Studies on *Russula clavipes* and related taxa of *Russula* sect. *Xerampelinae* with predominantly olivaceous pileus. *Persoonia* **56** (1): 393-409.

Adamčík S. & Buyck B. (2010) Re-instatement of *Russula levyana* Murrill as a good and distinct American species of *Russula* section *Xerampelinae*. *Cryptog., Mycol.* **31** (2): 119-135.

Adamčík S. & Buyck B. (2011) The species of *Russula* subsection *Xerampelinae* described by C.H. Peck and Miss G.S. Burlingham. *Cryptog., Mycol.* **32** (1): 63-81.

Adamčík S. & Eberhardt U. (2007) Species delimitation in *Russula clavipes* and related taxa. Saint Petersburg, *Abstracts of XV Congress of European Mycologists:* 27.

Adamčík S. & Knudsen H. (2004) Red-capped species of *Russula* sect. *Xerampelinae* associated with dwarf scrub. *Mycol. Res.* **108** (12): 1463-1475.

Adamčík S. & Marhold. K. (2000) Taxonomy of the *Russula xerampelina* group, 1 – Morphometric study on fruitbodies of the *Russula xerampelina* group from Slovakia. *Mycotaxon* **76**: 463-479.

Adamčík S., Mitchell D. & Buyck B. (2010) *Russula ochrifloridana* sp. nov., a new yellowish fishy *Russula* from Florida and its comparison with *R. grundii*. *Cryptog., Mycol.* **31** (4): 363-372.

Beardslee H.C. (1914) Notes on a few Asheville fungi. *Mycologia* **6**: 88-92.

Beardslee H.C. (1918) The Russulas of North Carolina. *J. Elisha Mitchell sci. Soc.* **33** (4): 147-197.

Bon M. (1988) Clé monographique des russules d'Europe. *Doc. mycol.* **18** (n° 70/71): 1-120.

Burlingham G.S. (1915) *Russula* Pers. *North American Flora* **9** (4): 201-236.

Burlingham G.S. (1924) Notes on species of *Russula*. *Mycologia* **16**: 16-23.

Buyck B. (1989) Valeur taxonomique du bleu de crésyl pour le genre *Russula*. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **105** (1): 1-6.

Buyck B. & Adamčík S. (2011) Type studies of *Russula* species described by W.A. Murrill, 1 – *R. roseiisabellina*, *R. sericella* and *R. obscuriformis*. *Mycotaxon* **115**: 131-144.

Buyck B., Adamčík S. & Lewis D.P. (2008): *Russula* section *Xerampelinae* in Texas. *Cryptog., Mycol.* **29** (2): 121-128.

Carteret X. & Reumaux P. (1999) Studio di due Russule e di due Cortinari. *Boll. Gruppo micol. G. Bresadola (Trento)*, N.S. **42** (2): 95-106.

Carteret X. & Reumaux P. (2005) Xérampélines des feuillus de la plaine. Deuxième partie. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **122** (1): 1-28.

Einhellinger A. (1985) Die Gattung *Russula* in Bayern. *Biblioth. mycol.* **112**: 312 p. Regensburg, J. Cramer.

Fatto R.M. (1998) A study of selected Murrill's Russulas. *Mycotaxon* **69**: 487-502.

Fries E. (1874) Hymenomycetes Europaei sive Epicriseos systematis mycologici, editio altera. Upsaliae [Uppsala], Ed. Berling, 755 p.

Grund D.W. (1965) Survey of genus *Russula* in Washington state. PhD. thesis, University of Washington.

Grund D.W. (1979) New and interesting *Russula* Pers. ex S.F. Gray occurring in Washington state. *Mycotaxon* **9** (1): 93-113.

Hesler L.R. (1960) A study of *Russula* types. *Mem. Torrey bot. Club* **21**: 1-59.

Hesler L.R. (1961) A study of *Russula* types, II. *Mycologia* **53** (6): 605-625.

Kärcher R. (2002) Beiträg zur Kenntnis der Täublinge. *Russula* Studien, Teil 8 – Vorschang zur neuordnung der dominant grünen Heringstäublinge unter Laubbäumen. *Z. Mykol.* **68**: 165-182.

Kibby G. & Fatto R. (1990) Keys to the species of *Russula* in Northeastern North America, 3rd edition. Somerville, Kibby-Fatto Enterprises.

Knudsen H. & Stordal J. (1992) *Russula* Pers. In: Hansen L. & Knudsen H. (eds), Nordic Macromycetes, vol. 2. Copenhagen, Nodrsvamp, pp. 374-400.

Knudsen H., Ruotsalainen J. & Vauras J. (2008) Key to the Nordic species of *Russula*. In: Knudsen H. & Vesterhold J. (eds) Funga Nordica. Copenhagen, Nordsvamp, pp. 107-148.

Konrad P. & Josserand M. (1934) Notes sur la classification des Russules. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **50**: 253-269.

Krieglsteiner G. (1999) Aspecte zur Geschichte der *Russula*-Forschung in Europa. *Beitr. Kenntn. Pilze Miteleurop.* **12**: 85-112.

Lange J.E. (1926) Studies of the Agarics of Denmark, VI. *Dansk bot. Ark.* **4** (12): 1-42.

Lange J.E. (1940) Flora Agaricina Danica, Vol. 5. Copenhagen, Recato A/S.

Maire R. (1910) Les bases de la classification dans le genre *Russula*. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **26**: 49-125.

Melzer V. & Zvára J. (1927) České holubinky (Russulae Bohemiae). Archiv pro Přírodovědecký Výzkum Čech, Díl. XVII (Část 4): 1-126.

Murrill W.A. (1940) Additions to Florida fungi, II. *Bull. Torrey bot. Club* **67**: 57-66.

Murrill W.A. (1943) More new fungi from Florida. *Lloydia* **6**: 207-228.

Murrill W.A. (1945) More fungi from Florida. *Lloydia* **7**: 303-327.

Murrill W.A. (1946) More Florida Fungi. *Lloydia* **8** (4): 263-290.

Peck C.H. (1879) Report of the Botanist. *Rep. (annual) New York State Mus. nat. Hist.* **32**: 2-72.

Peck C.H. (1888) Report of the Botanist. *Rep. (annual) New York State Mus. nat. Hist.* **41**: 49-122.

Peck C.H. (1906) New species of fungi. *Bull. Torrey bot. Club* **33**: 213-221.

Peck C.H. (1907) New York species of *Russula*. *Bull. New York State Mus. nat. Hist.* **116**: 67-98.

Peck C.H. (1910) New species of extralimital fungi. *Bull. New York State Mus. nat. Hist.* **139**: 42-48.

Quélet L. (1888) Flore mycologique de la France et des pays limitrophes. Paris, Doin, 491 p.

Reumaux P., Bidaud A. & Moenne-Loccoz P. (1996) Russules rares ou méconues. Frangy, Editions Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie.

Roberts C. (2008) Russulas of southern Vancouver Island coastal forests. PhD thesis, University of Victoria.

Romagnesi H. (1967) Les Russules d'Europe et d'Afrique du Nord. Paris, Bordas, 998 p.

Sarnari M. (1998) Monografia illustrata del Genere *Russula* in Europa, Tomo 1. Trento, A.M.B. Fondatione Centro Studi Micologici, 800 p.

Sarnari M. (2005) Monografia illustrata del Genere

Russula in Europa, Tomo 2. Trento, A.M.B. Fondatione Centro Studi Micologici, pp. 801-1568.

Schaeffer J. (1933) *Russula* - monographie. *Annls mycol.* **31**: 305-516.

Schaeffer J. (1935) Le système naturel des Russules. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **51**: 262-276.

Shaffer R.L. (1970) Notes on the subsection *Crassotunicatae* and other species of *Russula*. *Lloydia* **33**: 49-96.

Singer R. (1926) Monographie der Gattung *Russula*. *Hedwigia* **66**: 163-260.

Singer R. (1932) Monographie der Gattung *Russula*. *Beih. bot. Centralbl.* **49**: 205-380.

Singer R. (1939) Contribution a l'étude des Russules, 4 – Quelques Russules américaines et asiatiques. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **55**: 226-283.

Singer R. (1942) Type studies on Basidiomycetes, I. *Mycologia* **34**: 64-93.

Singer R. (1943) Type studies on Basidiomycetes, II. *Mycologia* **35**: 142-163.

Singer R. (1948) New and interesting species of Basidiomycetes. II. *Pap. Michigan Acad. Sci.* **32**: 103-151.

Singer R. (1951) The Agaricales (mushrooms) in modern taxonomy. *Lilloa* **22**: 5-832.

Singer R. (1958) New and interesting species of Basidiomycetes, V. *Sydowia* **11**: 141-374.

Singer R. (1975) The Agaricales in Modern Taxonomy, 3rd ed. Vaduz, J. Cramer, vi, 912 p.

Thiers H.D. (1997) The Agaricales (Gilled fungi) of California, 9 – Russulaceae, I – *Russula*. Eureka, Mad River Press, 176 p.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 132-145 (2013)

Biodiversity and molecular ecology of *Russula* and *Lactarius* in Alaska based on soil and sporocarp DNA sequences

József Geml[1,2] & D. Lee Taylor[1]

[1] Institute of Arctic Biology, 311 Irving I Building, 902 N. Koyukuk Drive, P.O. Box 757000, University of Alaska Fairbanks, Fairbanks, AK 99775-7000, U.S.A.
[2] (corresponding author address) National Herbarium of the Netherlands, Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden University, Einsteinweg 2, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands
geml@nhn.leidenuniv.nl

Abstract. – Although critical for the functioning of ecosystems, fungi are poorly known in high-latitude regions. This paper summarizes the results of the first genetic diversity assessments of Russula and Lactarius, two of the most diverse and abundant fungal genera in Alaska. LSU rDNA sequences from both curated sporocarp collections and soil PCR clone libraries sampled in various types of boreal forests of Alaska were subjected to phylogenetic and statistical ecological analyses. Our diversity assessments suggest that the genus Russula and Lactarius are highly diverse in Alaska. Some of these taxa were identified to known species, while others either matched unidentified sequences in reference databases or belonged to novel, previously unsequenced groups. Taxa in both genera showed strong habitat preference to one of the two major forest types in the sampled regions (black spruce forests and birch-aspen-white spruce forests), as supported by statistical tests. Our results demonstrate high diversity and strong ecological partitioning in two important ectomycorrhizal genera within a relatively small geographic region, but with implications to the expansive boreal forests. The pronounced differences in community composition between various forest types are particularly relevant to climate change studies, as a diverse set of Russula and Lactarius species undoubtedly play an important role in the predicted expansion of deciduous forests in the boreal and low arctic regions.

Résumé. – Biodiversité et écologie moléculaire de *Russula* et *Lactarius* en Alaska, sur base de séquences ADN de sol et de sporocarpes. Quoique très importants pour le fonctionnement des écosystèmes, les champignons des régions de haute latitude restent mal connus. Cet article résume les résultats des premières évaluations de la diversité génétique de *Russula* and *Lactarius*, deux des genres les plus diversifiés et abondants en Alaska. Des séquences LSU rDNA provenant aussi bien des carpophores conservés en herbier que de la bibliothèque de clone PCR des sols récoltés dans divers types de forêts boréales d'Alaska, ont été soumis à des analyses écologiques phylogénétiques et statistiques. Nos évaluations de diversité suggèrent que les genres *Russula* et *Lactarius* sont très diversifiés en Alaska. Certains de ces taxons ont été rapportés à des espèces connues, alors que d'autres soit correspondaient à des séquences non identifiées dans des bases de données de référence soit appartenaient à des groupes nouveaux, non encore séquencés. Les taxons des deux genres ont montré une forte préférence écologique pour l'un des deux grands types de forêts existant dans les régions échantillonnées (forêts de *Picea mariana* et forêts de *Betula neoalaskana*, *Populus tremuloides* et *Picea glauca*), ainsi que le montrent les tests statistiques. Nos résultats démontrent une large diversité et un fort partitionnement écologique chez deux genres ectomycorrhiziques importants au sein d'une région géographique relativement restreinte, mais avec des implications vers les forêts boréales expansives. Les différences marquées dans la composition des communautés entre les différents types de forêts sont particulièrement pertinentes

pour les études sur les modifications climatiques, étant donné qu'un ensemble différent d'espèces de *Russula* et *Lactarius* jouent indubitablement un rôle important dans l'expansion prévue des forêts feuillues dans les régions boréales et le sud des régions arctiques.

Key Words. – Alaska, fungi, ribosomal large subunit gene, soil microbes

INTRODUCTION

Despite our constantly improving understanding, we still know very little about the true diversity of life and our lack of knowledge severely compromises our ability to recognize and to respond intelligently to recent and future environmental changes (Donoghue et al. 2009). Currently, the majority of biodiversity studies and conservation efforts are focused on vascular plants, vertebrates, and to some extent on insects (Elvebakk 2005), while soils remain a relatively unexplored, yet presumably significant source of biodiversity (Usher et al. 2005, Buée et al. 2009, Geml et al. 2009, Chu et al. 2010).

Fungi play central roles in the functioning of terrestrial ecosystems due to their activities as mycorrhizal symbionts and decomposers, and are also sensitive indicators of habitat quality. Approximately 100,000 species of Eumycota (the true Fungi) have been described, but an often-cited estimate of their true diversity is 1.5 million species (Hawksworth 1991). Hence, we currently know less than 10% of total fungal species. Macrofungi, e.g. mushroom-forming fungi, are among the most studied groups of fungi and have the longest history of diversity studies. Nonetheless, even for macrofungi, basic questions about the number of species at a given location or differences in species richness among vegetation types have generally remained unanswered due to taxonomic problems and the scarcity of long-term sporocarp-monitoring projects (Lodge et al. 2004).

In recent years, DNA-based studies of soil fungal communities have provided valuable insights into the biodiversity and ecology of fungi as well as evidence that there is a large component of fungal diversity in soils that is still unknown (Schadt et al. 2003, O'Brien et al. 2005, Lynch & Thorn 2006, Porter et al. 2008, Buée et al. 2009). Unfortunately, both methods have limitations. Production of sporocarps (upon which current surveys for long-term monitoring are based) by any particular species is an unpredictable phenomenon and many species produce nearly invisible sporocarps or are asexual. On the other hand, the identification of lineages by DNA profiling is limited by the available reference sequences from known taxa. Moreover, novel and/or previously unsequenced lineages are often known only from their DNA sequences, and without any data on their morphology their systematic classification is very difficult or impossible.

It has been shown that sporocarp and soil DNA sampling often give complementary views of biodiversity, with a relatively high number of taxa detected only by one of the two methods (Porter et al. 2008, Geml et al. 2009). Therefore, utilizing their complementary strengths, we apply both sporocarp surveys and DNA-based diversity assessments of fungal communities for our fungal biodiversity studies. Large-scale projects, such as our work presented here, have immense potential to augment our current knowledge of fungal diversity.

The boreal forest is the largest terrestrial biome, including ca. 33% of all remaining forests in the World (Bradshaw et al. 2009). It covers an area of approximately 18.5 million km^2 and forms a continuous northern circumpolar zone (Bonan & Shugart 1989, Bradshaw et al. 2009). Ectomycorrhizal (ECM) fungi are among the most important and most abundant fungi in boreal ecosystems (Dahlberg 2002, Taylor et al. 2007, 2010), and form associations with all major tree genera found in this region (e.g. *Picea, Betula, Populus, Alnus*, etc.) (Molina et al. 1992, Smith & Read 1997). Such mycor-

rhizal associations can form on more than 95% of these trees' fine roots and participate in the nutrient and carbon transfer between soil and the host plant (Smith & Read 1997).

Our fungal diversity assessments in this paper are focused on *Lactarius* and *Russula* species in the boreal forests of Interior Alaska. Both *Lactarius* and *Russula* are very diverse genera, with approximately 350 and 750 described species worldwide, respectively (Kirk et al. 2001), and are among the most speciose and abundant groups of boreal ECM fungi. Based on their sheer abundance and wide distribution, these fungi presumably have great ecological importance as mycorrhizal partners of boreal trees and shrubs in Alaska. For example, based on our soil clone libraries including all fungi, russuloid species are among the most abundant taxa in boreal forest soils (Taylor et al. 2010) and there are many species that fruit regularly and abundantly in various forest types in Alaska (pers. obs.). In addition to assessing their biodiversity, we analysed how their assemblages vary among different plant communities.

MATERIALS AND METHODS

The study region

The Intermontane Boreal Forest ecoregion (Nowacki et al. 2001) of Interior Alaska is bordered by the Alaska Range to the south, the arctic treeline in the Brooks Range to the north and climatic treeline to the west. This ecoregion represents the westernmost end of the boreal belt spanning the North American continent. Interior Alaska is an area of discontinuous permafrost, of which approximately 75-80% is underlain by permafrost, with the exception of most south-facing slopes (Osterkamp & Romanovsky 1999). Climate in this region is strongly continental with low annual precipitation (286 mm on average), extreme temperatures ranging from −60 to 35°C, and snow covering the ground for 6-9 months of the year (Slaughter & Benson 1986, Hinzman et al. 2005). Despite the fact that most of Interior Alaska was not glaciated, there is little morphological development in the soils, most of them being Inceptisols, Entisols, Histosols, or Gelisols (Ahrens et al. 2004, Hollingsworth et al. 2006).

The area's forest vegetation consists of a mosaic of different forest types, formed predominantly as a result of slope, aspect, elevation, parent material and succession following disturbance (mostly fire and flooding). Forest types include black spruce (*Picea mariana* [Mill] Britton, Sterns & Poggenburg) communities on permafrost-dominated north-facing slopes and lowlands, and mixed birch-aspen-white spruce (*Betula neoalaskana* Sarg., *Populus tremuloides* Michx., *Picea glauca* [Moench] Voss) forests on well-drained south-facing slopes (Viereck et al. 1992, Hollingsworth et al. 2006).

Soil samples were taken at sites monitored by the Bonanza Creek Long Term Ecological Research program (BNZ LTER, http://www.lter.uaf.edu/), representing multiple vegetation types and successional stages of forest development in Interior Alaska (table 1). Among these, the upland mixed birch-aspen-white spruce stands (indicated by UP numbers) are located in the Bonanza Creek Experimental Forest (BCEF), approximately 20 km southwest of Fairbanks, Alaska. The sampled black spruce types are broadly distributed among multiple sites, including the BCEF, the Caribou-Poker Creek Research Watershed (ca. 40 km northeast of Fairbanks), as well as areas in the vicinity of Delta Junction and Fairbanks, Alaska. Plant community and soil characteristics of these sites are described in detail by Hollingsworth et al. (2006).

Molecular work

We sampled three upland forest (UP) and four black spruce forest (B) subtypes: early successional (UP1), mid-successional (UP2), and late successional (UP3) upland forests and acidic, dry (BAD), acidic, wet (BAW), non-acidic, dry (BND), and non-acidic, wet (BNW) black spruce sites. In each subtype, three replicate plots (50 × 100 m) were sampled. In each plot, 50 soil cores were taken that were later sepa-

Table 1 – Habitat, clone library names, plot numbers, and locations (with GPS coordinates) for soil samples used in this study. For each habitat, three plots were sampled (50 soil cores per plot) and the extracted DNAs were pooled for PCR clone library constructions. This sampling was carried out in 2004 and repeated in 2005. Abbreviations of dominant tree species are as follows: Bene: *Betula neoalaskana*, Lala: *Larix laricina*, Pigl: *Picea glauca*, Pima: *Picea mariana*, Poba: *Populus balsamifera*, Potr: *Populus tremuloides*.

Habitat and clone library	Plot number	Stand age (years)	Dominant tree species	Location (Latitude, Longitude)
Early successional upland mixed forest UP1 (2004) and UP4 (2005)	UP1 A	23-25	Bene: 77% Potr: 23%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.73473541 - 148.2976791)
	UP1 B	23-25	Bene: 94% Pigl: 0.5% Potr: 5.5%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.73195762 - 148.2974016)
	UP1 C	23-25	Bene: 3% Poba: 1% Potr: 96%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.73195762 - 148.2974016)
Mid-successional upland mixed forest UP2 (2004) and UP5 (2005)	UP2 A	93-98	Bene: 51% Pigl: 46% Poba: 3%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.69390269 - 148.3537914)
	UP2 B	93-98	Bene: 54% Pigl: 22.5% Poba: 12.5% Potr: 11%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.68945831 - 148.3599027)
	UP2 C	93-98	Bene: 0.5% Pigl: 10.5% Potr: 89%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.68862521 - 148.3790685)
Late successional upland mixed forest UP3 (2004) and UP6 (2005)	UP3 A	225-230	Bene: 32% Pigl: 62% Potr: 6%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.7666796 - 148.2740661)
	UP3 B	225-230	Bene: 39% Pigl: 59.5% Potr: 1.5%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.75973477 - 148.2446238)
	UP3 C	225-230	Bene: 30% Pigl: 66% Potr: 4%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.72445795 - 148.324901)
Black spruce, acidic, dry TKN7 (2004) and TKN11 (2005)	TKN-0012	200-210	Bene: 1% Pima: 99%	Washington Creek, Elliott Hwy. (65.16721667 - 147.8941333)
	TKN-0122	90-100	Pima: 100%	Delta Junction, Alaskan Hwy. (63.90620584 - 145.3711972)
	TKN-0001	95-100	Bene: 1% Pima: 99%	Bonanza Creek LTER site, Parks Hwy. (64.76572442 - 148.295527)
Black spruce, acidic, wet TKN8 (2004) and TKN12 (2005)	TKN-0015	170-180	Pima: 100%	Washington Creek, Elliott Hwy. (65.15451667 - 147.8631667)
	TKN-0022	150-180	Pima: 100%	Babe Creek, Elliott Hwy. (64.99653333 - 147.65305
	TKN-0109	90-104	Pima: 100%	Caribou Poker Creek Research Watershed, Steese Hwy. (65.16166012 - 147.4878514)

Table 1, continuation

Habitat and clone library	Plot number	Stand age (years)	Dominant tree species	Location (Latitude, Longitude)
Black spruce, non-acidic, dry	TKN-0039	130-190	Pima: 100%	Ballaine Rd., Fairbanks (64.91003773 - 147.8218001)
TKN9 (2004) and TKN13 (2005)	TKN-0123	97-100	Pima: 100%	Delta Junction, Alaskan Hwy. (63.92459496 - 145.3167362)
	TKN-0126	120-130	Pima: 100%	Delta Junction, Alaskan Hwy. (63.84655372 - 145.7208714)
Black spruce, non-acidic, wet	TKN-0051	68-91	Lala: 3% Pigl: 3% Pima: 94%	UAF Arboretum, Fairbanks (64.86588323 - 147.8736745)
TKN10 (2004) and TKN14 (2005)	TKN-0119	280-320	Pima: 100%	Delta Junction, Alaskan Hwy. (63.81379184 - 144.9532331)
	TKN-0040	179-216	Lala: 3% Pigl: 1% Pima: 96%	Ballaine Rd., Fairbanks (64.9148493 - 147.8297945)

rated into organic and mineral horizons. For every plot, the 50 cores sampled were pooled for each horizon, which resulted in two separate DNA extractions per plot. Thus, 18 separate extractions were made for the upland sites and 24 for the black spruce sites. We replicated the entire process the following year, resulting in a total of 84 DNA extractions. In addition, 383 *Lactarius* and 799 *Russula* specimens were collected from different forested regions of Alaska over a 35-year period. All collections are publicly available from the University of Washington Herbarium (WTU) at the Burke Museum. Of these collections, fifty-five and eighteen specimens, representing the diversity of morphological groups and geographic areas, were selected for molecular work, respectively.

The entire ITS and partial LSU regions were PCR amplified from soil samples and sporocarps. For each soil DNA extract, seven replicate PCRs were performed and pooled. We utilized a molecular tagging strategy to mark PCR products from various sources with DNA tags, which can then be pooled prior to library sequencing (Taylor et al. 2008). We cloned the resulting PCR products into the Invitrogen TOPO TA 4.0 vectors, then shipped transformed plasmids frozen to the Broad Institute of MIT and Harvard, where plating, colony picking, Templiphi reactions and sequencing were carried out on automated equipment. DNA extraction, PCR, and sequencing methods for both soil and sporocarp samples have been described in detail in Taylor et al. (2007, 2010) and Geml et al. (2006, 2009, 2010).

Bioinformatic work

Sequence data obtained for both strands were edited and assembled for each sporocarp or soil clone using Aligner v. 1.3.4 (CodonCode Inc., Dedham, MA). We identified soil clone sequences to genera, based on similarity searches using FASTA (Pearson & Lipman 1988) against a reference database containing all fungal ITS sequences from GenBank. Similarity searches identified 6943 Russulaceae-affiliated sequences in all clone libraries. These were further screened to reduce the number of identical sequences from the same clone library. The resulting 533 LSU sequences selected for phylogenetic analyses were deposited in Genbank (EU712097–EU712629). To make phylogenetic analyses more manageable, we further reduced the number of sequences by selecting representatives of quasi-identical clones for each major plant community type (i.e. upland mixed forest vs. lowland black spruce). This

allowed us to maintain a representative phylogenetic diversity and habitat-association of the lineages, while making the results more easily interpretable. Thus, in the final LSU alignment, there were 92 soil clone and 50 sporocarp sequences from the boreal forests of Alaska. To obtain a picture of the diversity of Russulaceae in our samples, homologous sequences of other taxa within Russulaceae were downloaded from GenBank. A family-wide LSU sequence alignment was initiated by Clustal W (Thompson et al. 1997) using M3101 alignment deposited in TreeBase by Miller et al. (2006), respectively, as profile alignment. The alignment was subsequently corrected manually. Phylogenetic analyses were conducted using maximum-likelihood (ML) method in Garli 0.94 (Zwickl 2006), Bayesian method in MrBayes (Huelsenbeck & Ronquist 2001), and maximum-parsimony (MP) method in PAUP* 4b10 (Swofford 2002) with the maximum number of saved trees set to 100 in this latter. To compare different tree topologies, Shimodaira-Hasegawa tests were used (Shimodaira & Hasegawa 1999). The Life Sciences Informatics cluster portal (http://biotech.inbre.alaska.edu/) was used for all analyses.

Comparing Russulaceae communities among vegetation types

We used LSU sequences generated from soil clone libraries to test for statistical differences among vegetation types. A multiple sequence alignment containing only soil clone sequences was constructed as described above. The alignment was subsequently corrected manually and was subject to maximum-parsimony (MP) analyses in PAUP* with the maximum number of saved trees set to 100. The strict consensus tree (not shown) was used to carry out unweighted UniFrac analyses (Lozupone & Knight 2005). UniFrac distance metric tests, P tests (Martin 2002) and principal coordinates analyses (PCoA) (Lozupone & Knight 2005) were calculated to test for differences among Russulaceae communities of the sampled vegetation type plots. The UniFrac distance is calculated as the percent of branch length leading to descendants from only one of the environments represented in the phylogenetic tree, and reflects differences in the phylogenetic lineages in one environment versus the others. The P test compares the number of parsimony changes (when environment of origin is considered a character state) to the distribution of the number of character state changes in a set of trees with randomly generated topologies. PCoA is a multivariate statistical technique used to find the most important axes along which the sequences vary. PCoA calculates the distance matrix for each pair of environments using the UniFrac metric. It then turns these distances into points in a space with n-1 dimensions, n being the number of samples.

RESULTS

The final LSU alignment contained 276 sequences and 694 characters, of which 206 were parsimony-informative. Shimodaira-Hasegawa tests revealed that the MP and ML trees were not significantly different (values ranging from $P = 0.131$ to $P = 0.169$). One of 100 equally parsimonious trees is shown in figure 1 with branches supported by 0.95 or greater Bayesian posterior probability thickened. Alaskan sequences are widely distributed on the tree and grouped with several genera and with major infrageneric groups. The detected taxa fell into two major genera: *Lactarius* and *Russula*. Several taxa showed affinity to members of several small, secotioid genera embedded in either *Lactarius* or *Russula* (e.g. *Arcangeliella, Cystangium, Gymnomyces, Macowanites*). As expected based on earlier studies, such as Miller et al. (2006), the genus *Lactarius* formed a monophyletic group within the paraphyletic genus *Russula*.

In many cases, Alaskan sequences grouped together with previously published sequences with known identity, such as *Lactarius deterrimus* Gröger, *L. helvus* (Fr.) Fr., *L. necator* (Bull.) Pers., *L. pubescens* (Fr.) Fr., *L. serobiculatus* (Scop.) Fr., *L. torminosus* (Schaeff.) Pers., *L. uvidus* (Fr.) Fr., *Russula adusta* (Pers.) Fr., *R. brevipes* Peck, *R. decolorans* (Fr.) Fr., *R.*

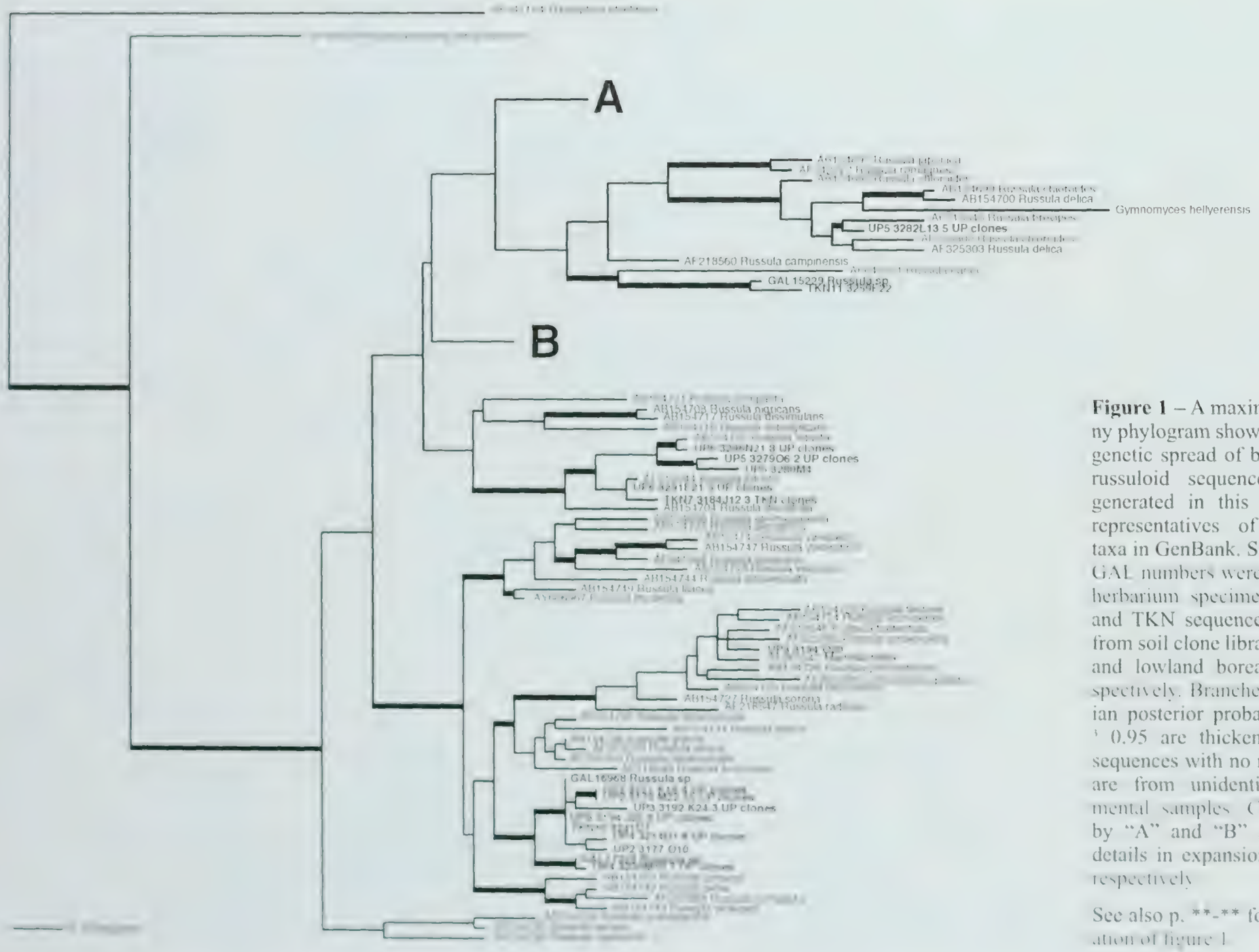
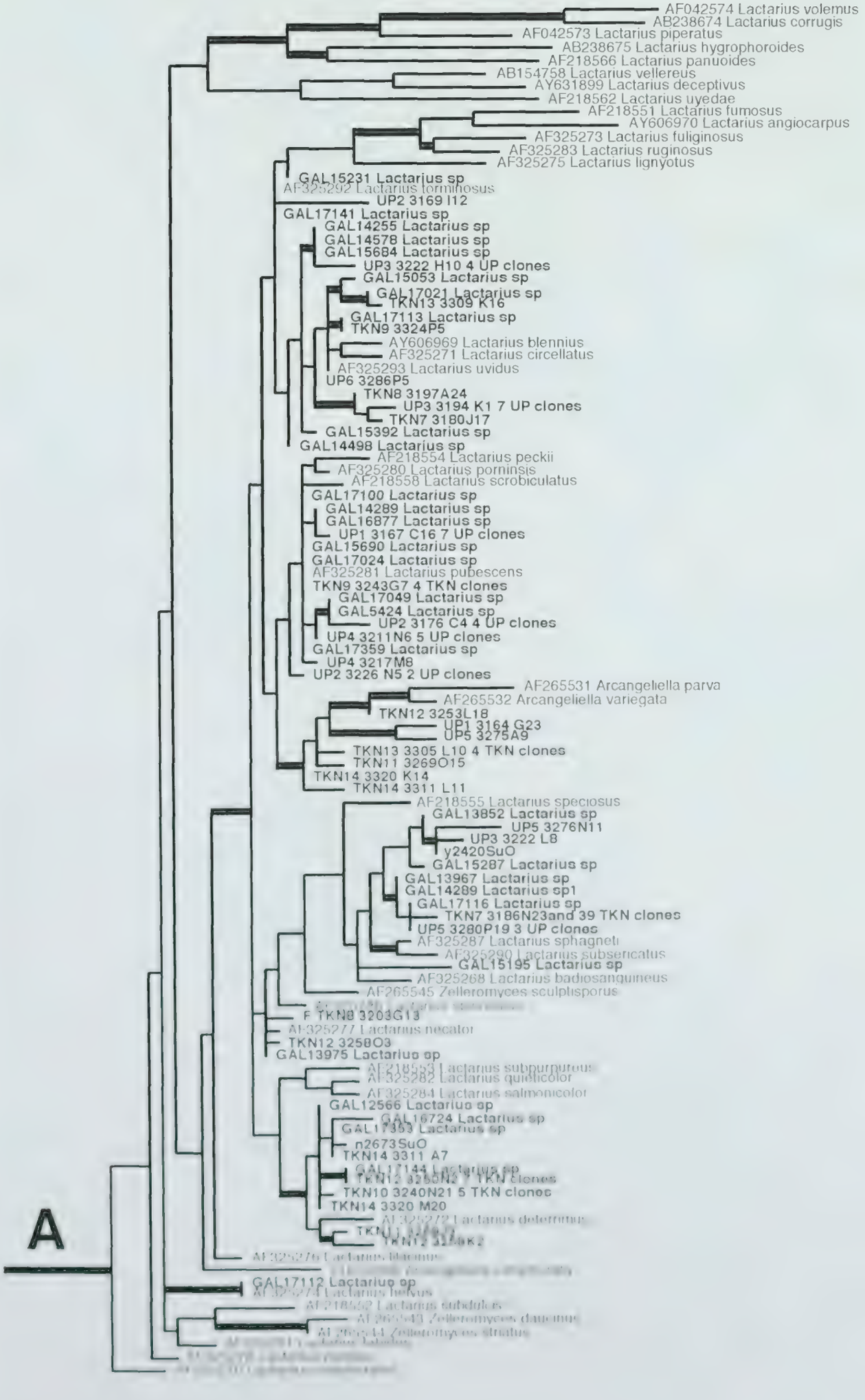
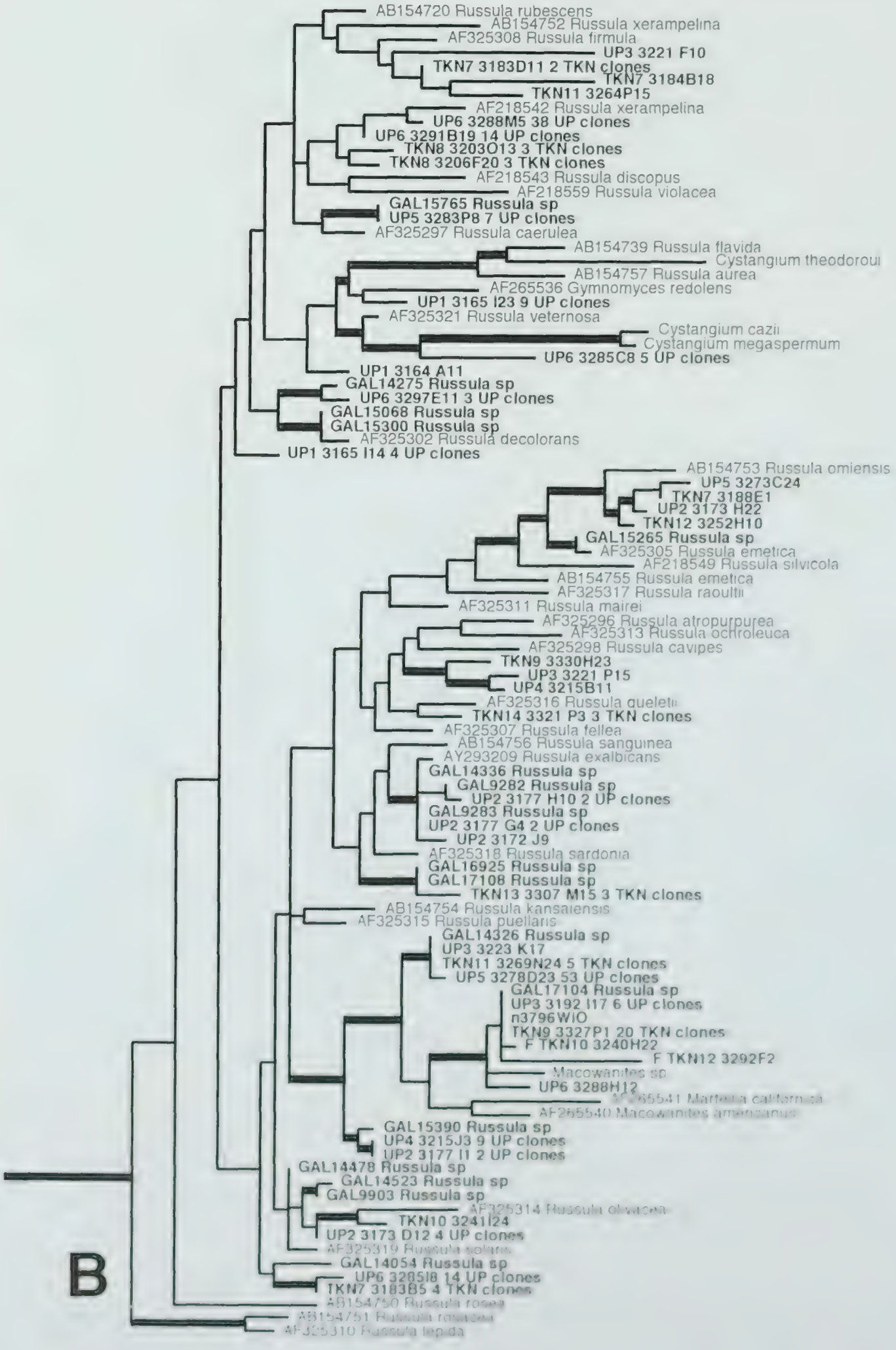


Figure 1 – A maximum-parsimony phylogram showing the phylogenetic spread of boreal Alaskan russuloid sequences (in bold) generated in this study among representatives of Russulaceae taxa in GenBank. Sequences with GAL numbers were derived from herbarium specimens, while UP and TKN sequences in bold are from soil clone libraries of upland and lowland boreal forests, respectively. Branches with Bayesian posterior probability support ³ 0.95 are thickened. GenBank sequences with no name attached are from unidentified environmental samples. Clades marked by "A" and "B" are shown in details in expansions 1b and 1c, respectively.

See also p. **-** for the continuation of figure 1.


AF042574 Lactarius volemus
AB238674 Lactarius corrugis
AF042573 Lactarius piperatus
AB238675 Lactarius hygrophoroides
AF218566 Lactarius panuoides
AB154758 Lactarius vellereus
AY631899 Lactarius deceptivus
AF218562 Lactarius uyedae
AF218551 Lactarius fumosus
AY606970 Lactarius angiocarpus
AF325273 Lactarius fuliginosus
AF325283 Lactarius ruginosus
AF325275 Lactarius lignyotus
GAL15231 Lactarius sp
AF325292 Lactarius torminosus
UP2 3169 I12
GAL17141 Lactarius sp
GAL14255 Lactarius sp
GAL14578 Lactarius sp
GAL15684 Lactarius sp
UP3 3222 H10 4 UP clones
GAL15053 Lactarius sp
GAL17021 Lactarius sp
TKN13 3309 K16
GAL17113 Lactarius sp
TKN9 3324P5
AY606969 Lactarius blennius
AF325271 Lactarius circellatus
AF325293 Lactarius uvidus
UP6 3286P5
TKN8 3197A24
UP3 3194 K1 7 UP clones
TKN7 3180J17
GAL15392 Lactarius sp
GAL14498 Lactarius sp
AF218554 Lactarius peckii
AF325280 Lactarius porninsis
AF218558 Lactarius scrobiculatus
GAL17100 Lactarius sp
GAL14289 Lactarius sp
GAL16877 Lactarius sp
UP1 3167 C16 7 UP clones
GAL15690 Lactarius sp
GAL17024 Lactarius sp
AF325281 Lactarius pubescens
TKN9 3243G7 4 TKN clones
GAL17049 Lactarius sp
GAL5424 Lactarius sp
UP2 3176 C4 4 UP clones
UP4 3211N6 5 UP clones
GAL17359 Lactarius sp
UP4 3217M8
UP2 3226 N5 2 UP clones
AF265531 Arcangeliella parva
AF265532 Arcangeliella variegata
TKN12 3253L18
UP1 3164 G23
UP5 3275A9
TKN13 3305 L10 4 TKN clones
TKN11 3269O15
TKN14 3320 K14
TKN14 3311 L11
AF218555 Lactarius speciosus
GAL13852 Lactarius sp
UP5 3276N11
UP3 3222 L8
y2420SuO
GAL15287 Lactarius sp
GAL13967 Lactarius sp
GAL14289 Lactarius sp1
GAL17116 Lactarius sp
TKN7 3186N23and 39 TKN clones
UP5 3280P19 3 UP clones
AF325287 Lactarius sphagneti
AF325290 Lactarius subsericatus
GAL15195 Lactarius sp
AF325268 Lactarius badiosanguineus
AF265545 Zelleromyces sculptisporus
TKN8 3203G13
AF325277 Lactarius necator
TKN12 3258O3
GAL13975 Lactarius sp
AF218553 Lactarius subpurpureus
AF325282 Lactarius quieticolor
AF325284 Lactarius salmonicolor
GAL12566 Lactarius sp
GAL16724 Lactarius sp
GAL17353 Lactarius sp
n2673SuO
TKN14 3311 A7
TKN10 3240N21 5 TKN clones
TKN14 3320 M20
GAL17112 Lactarius sp
AF218562 Lactarius subdulcis
A
B


AB154720 Russula rubescens
AB154752 Russula xerampelina
AF325308 Russula firmula
UP3 3221 F10
TKN7 3183D11 2 TKN clones
TKN7 3184B18
TKN11 3264P15
AF218542 Russula xerampelina
UP6 3288M5 38 UP clones
UP6 3291B19 14 UP clones
TKN8 3203O13 3 TKN clones
TKN8 3206F20 3 TKN clones
AF218543 Russula discopus
AF218559 Russula violacea
GAL15765 Russula sp
UP5 3283P8 7 UP clones
AF325297 Russula caerulea
AB154739 Russula flavida
Cystangium theodoroui
AB154757 Russula aurea
AF265536 Gymnomyces redolens
UP1 3165 I23 9 UP clones
AF325321 Russula veternosa
Cystangium cazii
Cystangium megaspermum
UP6 3285C8 5 UP clones
UP1 3164 A11
GAL14275 Russula sp
UP6 3297E11 3 UP clones
GAL15068 Russula sp
GAL15300 Russula sp
AF325302 Russula decolorans
UP1 3165 I14 4 UP clones
AB154753 Russula omiensis
UP5 3273C24
TKN7 3188E1
UP2 3173 H22
TKN12 3252H10
GAL15265 Russula sp
AF325305 Russula emetica
AF218549 Russula silvicola
AB154755 Russula emetica
AF325317 Russula raoultii
AF325311 Russula mairei
AF325296 Russula atropurpurea
AF325313 Russula ochroleuca
AF325298 Russula cavipes
TKN9 3330H23
UP3 3221 P15
UP4 3215B11
AF325316 Russula queletii
TKN14 3321 P3 3 TKN clones
AF325307 Russula fellea
AB154756 Russula sanguinea
AY293209 Russula exalbicans
GAL14336 Russula sp
GAL9282 Russula sp
UP2 3177 H10 2 UP clones
GAL9283 Russula sp
UP2 3177 G4 2 UP clones
UP2 3172 J9
AF325318 Russula sardonia
GAL16925 Russula sp
GAL17108 Russula sp
TKN13 3307 M15 3 TKN clones
AB154754 Russula kansaiensis
AF325315 Russula puellaris
GAL14326 Russula sp
UP3 3223 K17
TKN11 3269N24 5 TKN clones
UP5 3278D23 53 UP clones
GAL17104 Russula sp
UP3 3192 I17 6 UP clones
n3796WIO
TKN9 3327P1 20 TKN clones
F TKN10 3240H22
F TKN12 3292F2
Macowanites sp
UP6 3288H12
AF265541 Martellia californica
AF265540 Macowanites americanus
GAL15390 Russula sp
UP4 3215J3 9 UP clones
UP2 3177 I1 2 UP clones
GAL14478 Russula sp
GAL14523 Russula sp
GAL9903 Russula sp
AF325314 Russula olivacea
TKN10 3241I24
UP2 3173 D12 4 UP clones
AF325319 Russula solaris
GAL14054 Russula sp
UP6 3285I8 14 UP clones
TKN7 3183B5 4 TKN clones
AB154750 Russula rosea
AB154751 Russula rosacea
AF325310 Russula lepida
B

emetica (Schaeff.) Pers., *R. exalbicans* (Pers.) Melzer & Zvára, and *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr. Among, the sequestrate taxa, *Arcangeliella parva* Thiers, *A. variegata* Thiers, *C. megaspermum* (Rodway) T. Lebel & Castellano, and an unidentified *Macowanites* sp. were found to be grouped with Alaskan soil clones with significant Bayesian posterior probability values. In many other cases, Alaskan sequences formed unique, unidentified clades that have formerly not been sequenced, with or without sequenced close relatives.

UniFrac analyses revealed that the *Russulaceae* communities significantly differed between the two major types: black spruce and mixed birch-aspen-white spruce forests (UniFrac metric: $P < 0.01$; P test: $P < 0.01$). On the other hand, communities of different forest subtypes with varying age, soil acidity, and moisture etc., did not differ significantly from each other. This finding was supported by PCoA (fig. 2), where communities tended to group together according to the major vegetation types.

DISCUSSION

Given the estimated millions of species of fungi on Earth, studies based on large-scale DNA-sequencing have immense potential to augment our current knowledge of fungal diversity. Here we summarize results that assess the phylogenetic diversity of *Russula* and *Lactarius* in the boreal region of Alaska. Boreal plant communities are frequently described as relatively species poor and having simpler patterns than those in more southern biomes (e.g., Whittaker 1975, Scott 1995, Hollingsworth et al. 2006). Our fungal diversity assessments suggest that ectomycorrhizal fungi are diverse in Alaska and confirm previous findings of Taylor et al. (2007), i.e. fungal communities in boreal regions appear to be species rich.

Based on the phylogenetic breadth of our sequences, most, if not all, major phylogenetic clades of *Russula* and *Lactarius*, as published in Miller et al. (2006), Nuytinck & Verbeken (2005) and Nuytinck et al. (2006), are represented in Alaska. Some of the Alaskan sequences clearly matched known species and some were unique with or without known close relatives. These taxa of unknown identity may or may not represent newly discovered species, the formal description of which is beyond the scope of this paper.

It is important to note that the identification of the phylogroups have to be considered

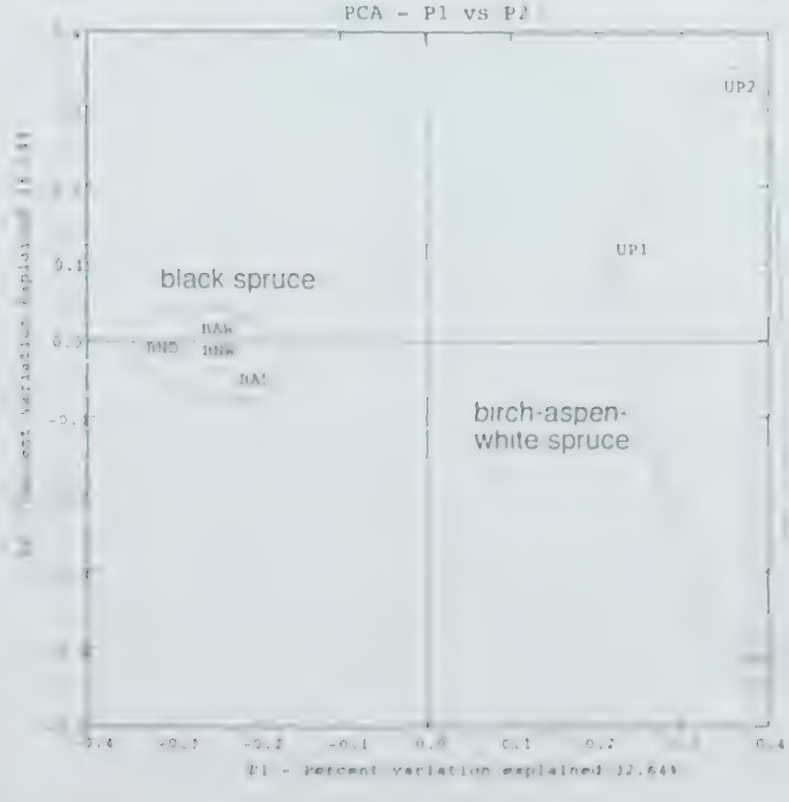


Figure 2 – Principal coordinates analysis (PCoA) ordination plot for the Russulaceae communities from black spruce (*Picea mariana*) and upland birch-aspen-white spruce (*Betula neoalaskana, Picea glauca, Populus tremuloides*) forest types. The percent of variation explained by each principal component is indicated on the axes. Labels: BAD: black spruce, acidic, dry; BAW: black spruce, acidic, wet; BND: black spruce, non-acidic, dry; BNW: black spruce, non-acidic, wet; UP1: early successional upland birch-aspen-white spruce; UP2: mid successional upland birch-aspen-white spruce; UP3: late successional upland birch-aspen-white spruce.

approximate and merely provide indication of affiliations to publicly available reference sequences. Consequently, more detailed taxonomic analyses are needed for the in-depth taxonomic treatment of Alaskan taxa and to compare them to other North American and Eurasian species. In the case of circumpolar species, the names applied here are more likely to be correct, while for species that are only known from Europe, the phylogroups may, in reality, refer to sister taxa. On the other hand, in the view of the biogeographic history of Beringia, it will not be surprising if some *Russula* and *Lactarius* species currently considered endemic to Eurasia will indeed be proven to occur in Alaska, but not in other parts of North America. Such distribution patterns have already been shown for sister species in some other groups, e.g. the *Amanita muscaria* complex (Geml et al. 2008).

Phylogenetic groups across the Russulaceae showed strong habitat preference to one of the two major forest types, i.e. black spruce vs. upland birch-aspen-white spruce forests as shown by the UniFrac analyses of the family-wide LSU tree. In our example, the vegetation types compared overlap with respect to some host tree and shrub genera. For example, *Picea*, *Populus*, *Alnus*, *Betula*, and *Salix* can be found in both major boreal forest types. Therefore, the specificity of most russuloid taxa to a certain vegetation type suggests that complex ecological properties other than host specificity *per se* may be among the major factors shaping these ectomycorrhizal communities. The presence or absence of permafrost is probably the most important threshold regulating the structure and functioning of Alaskan boreal forests (Chapin et al. 2006). Our data suggest that, similar to plants, the presence or absence of permafrost and associated soil characteristics (hydrological features, nutrient levels etc.) may have a major influence on the species composition of the sampled ECM communities, even when congeneric hosts (e.g. in *Betula* and *Picea*) occur in both major vegetation types. However, further research is needed to test this hypothesis.

In addition to estimating biodiversity of boreal fungi, and thus providing baseline information for future in-depth fungal systematic studies, our results have important implications for ecological studies focusing on boreal ecosystems. Triggered by recent climatic changes, the boreal forest is on the brink of a significant change in both composition and function that, in turn, could substantially alter the global climate system (Chapin et al. 2006). In Alaska, projections suggest that temperature-induced drought stress, increased fire frequency, more frequent insect outbreaks, and changes in drainage due to the degradation of permafrost will facilitate the expansion of deciduous forests (predominantly birch and aspen) at the expense of spruce, particularly white spruce (Barber et al. 2000, Calef et al. 2005, Chapin et al. 2006). Such changes will undoubtedly alter ectomycorrhizal communities, and some taxa that are predominantly found in late-successional upland stands (especially those restricted to old-growth white spruce forests) could become more restricted in their distributions.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was sponsored by the Metagenomics of Boreal Forest Fungi project (NSF grant n° 0333308) to DLT and others, the University of Alaska Presidential International Polar Year Postdoctoral Fellowship to JG, and NPS research grants (PX9830-92-385, PX9830-93-062, PX9830-0-451, PX9830-0-472, and PX9830-0-512) to GAL. The authors also thank Gary Laursen for providing herbarium specimens, Jack McFarland, Michael Booth, Ian Herriott for their contributions to the molecular work, Niall Lennon and Chad Nusbaum for the high-throughput sequencing, Shawn Houston and James Long at the Biotechnology Computing Research Group at UAF for technical support and Teresa Nettleton-Hollingsworth for guidance concerning black spruce sites.

REFERENCES

Ahrens R.J., Boekheim J.G. & Ping C. (2004) The Gelisol order in soil taxonomy. In: Kimble

J. (ed.), Cryosols: permafrost-affected soils. Springer-Verlag, New York, pp. 2-10.

Barber V.A., Juday G.P. & Finney B.P. (2000) Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* **405**: 668-673.

Bonan G.B. & Shugart H.H. (1989) Environmental factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Rev. Ecol. Syst.* **20**: 1-28.

Bradshaw C.J.A., Warkentin I.G. & Sodhi N.S. (2009) Urgent preservation of boreal carbon stocks and biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* **24**: 541-548.

Buée M., Reich M., Murat C., Morin E., Nilsson R.H., Uroz S. & Martin F. (2009) 454 Pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytol.* **184** (2): 449-456.

Calef M.P., McGuire A.D., Epstein H.E., Rupp T.S. & Shugart H.H. (2005) Analysis of vegetation distribution in Interior Alaska and sensitivity to climate change using a logistic regression approach. *J. Biogeogr.* **32**: 863-878.

Chapin F.S. III, McGuire A.D., Ruess R.W., Walker M.W., Boone R., Edwards M., Finney B., Hinzman L.D., Jones J.B., Juday G.B., Kasischke E.S., Kielland K., Lloyd A.H., Oswood M.W., Ping C.L., Rexstad E., Romanovsky V., Schimel J., Sparrow E., Sveinbjornsson B., Valentine D.W., Van Cleve K., Verbyla D.L., Viereck L.A., Werner R.A., Wurtz T.L. & Yarie J. (2006) Summary and synthesis: Past and future changes in the Alaskan boreal forest. In: Chapin F.S. III, Oswood M., Van Cleve K., Viereck L.A. & Verbyla D.L. (eds), Alaska's Changing Boreal Forest. Oxford University Press, New York, pp. 332-338.

Chu H., Fierer N., Lauber C.L., Caporaso J.G., Knight R. & Grogan P. (2010) Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes. *Environm. Microbiol.* **12**: 2998-3006.

Dahlberg A. (2002) Effects of fire on ectomycorrhizal fungi in Fennoscandian boreal forests. *Silva Fenn.* **36**: 69-80.

Donoghue M.J., Yahara T., Conti E., Cracraft J., Crandall K.A., Faith D.P., Häuser C., Hendry A.P., Joly C., Kogure K. et al. (2009) bioGENESIS: Providing an Evolutionary Framework for Biodiversity Science. DIVERSITAS Report n°6.

Elvebakk A. (2005) 'Arctic hotspot complexes' proposed priority sites for studying and monitoring effects of climatic change on arctic biodiversity. *Phytocoenologia* **35**: 1067-1079.

Geml J., Laursen G.A., O'Neill K., Nusbaum H.C. & Taylor D.L. (2006) Beringian origins and cryptic speciation events in the fly agaric (*Amanita muscaria*). *Molec. Ecol.* **15**: 225-239.

Geml J., Tulloss R.E., Laursen G.A., Sazanova N.A. & Taylor D.L. (2008) Evidence for strong inter- and intracontinental phylogeographic structure in *Amanita muscaria*, a wind-dispersed ectomycorrhizal basidiomycete. *Molec. Phylogen. Evol.* **48**: 694-701.

Geml J., Laursen G.A., Timling I., McFarland J.M., Booth M.G., Lennon N., Nusbaum H.C. & Taylor D.L. (2009) Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal *Lactarius* Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molec. Ecol.* **18**: 2213-2227.

Geml J., Laursen G.A., Herriott I., McFarland J.M., Booth M.G., Lennon N., Nusbaum H.C. & Taylor D.L. (2010) Phylogenetic and ecological analyses of soil and sporocarp DNA sequences reveal high diversity and strong habitat partitioning in the boreal ectomycorrhizal genus *Russula* Pers. (Russulales; Basidiomycota). *New Phytol.* **187**: 494-507.

Hawksworth D.L. (1991) The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycol. Res.* **95**: 641-655.

Hinzman L., Bettez N., Bolton W.R., Chapin F.S. III, Dyugerov M., Fastie C., Griffith B., Hollister R.D., Hope A., Huntington H.P., Jensen A., Jia G.J., Jorgensen T., Kane D.L., Klein D.R., Kofinas G., Lynch A., Lloyd A., McGuire A.D., Nelson F., Oechel W.C., Osterkamp T., Racine C., Romanovsky V., Stone R., Stow D., Sturn M., Tweedie C.E., Vourlitis G., Walker M., Walker D., Webber P.J., Welker J., Winder K. & Yoshikawa K. (2005) Evidence and implications of recent climatic change in northern Alaska and other arctic regions. *Climatic Change* **72**: 251-298.

Hollingsworth T.N., Walker M.D., Chapin F.S. III & Parsons A. (2006) Scale-dependent environmental controls over species composition in Alaskan black spruce communities. *Canad. J Forest Res.* **36**: 1781-1796.

Huelsenbeck J.P. & Ronquist F. (2001) MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* **17**: 754-755.

Kirk P.M., Cannon P.F., David J.C. & Stalpers J.A. (2001) Dictionary of the Fungi 9th ed. CAB In-

ternational, Wallingford, U.K.

Lodge J., Ammirati J.F., O'Dell T.O., Mueller G.M., Huhndorf S.M., Wang C.J., Stokland J.N., Schmit J.P., Ryrarden L., Leacock P.R. et al. (2004) Terrestrial and lignicolous macrofungi. In: Mueller G.M., Bills G.F. & Foster M.S. (eds), Biodiversity of Fungi – Inventory and monitoring methods. Elsevier Academic Press, pp. 127-172.

Lozupone C. & Knight R. (2005) UniFrac: a New Phylogenetic Method for Comparing Microbial Communities. *Appl. environm. Microbiol.* **71**: 8228-8235.

Lynch M.D.J. & Thorn R.G. (2006) Diversity of Basidiomycetes in Michigan agricultural soils. *Appl. environm. Microbiol.* **72**: 7050-7056.

Martin A.P. (2002) Phylogenetic approaches for describing and comparing the diversity of microbial communities. *Appl. environm. Microbiol.* **68**: 3673-3682.

Miller S.L., Larsson E., Larsson K.H., Verbeken A. & Nuytinck J. (2006) Perspectives in the new Russulales. *Mycologia* **98**: 96-970.

Molina R., Massicotte H. & Trappe J.M. (1992) Specificity Phenomena in Mycorrhizal Symbioses: Community-Ecological Consequences and Practical Implications. In: Routledge A.M.F. (ed.), Mycorrhizal Functioning: An Integrative Plant-Fungal Process. Chapman & Hall, New York, pp. 357-423.

Nowacki G., Spencer P., Fleming M., Brock T. & Jorgenson T. (2001) Ecoregions of Alaska. U.S. Geological Survey Open-File Report 02-297 (map).

Nuytinck J. & Verbeken A. (2005) Morphology and taxonomy of the European species in *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales). *Mycotaxon* **92**: 125-168.

Nuytinck J., Miller S.L. & Verbeken A. (2006) A taxonomical treatment of the North and Central American species in *Lactarius* sect. *Deliciosi*. *Mycotaxon* **96**: 26-307.

O'Brien H., Parrent J.L., Jackson J.A., Moncalvo J.M. & Vilgalys R. (2005) Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. *Appl. environm. Microbiol.* **71**: 5544-5550.

Osterkamp T.E. & Romanovsky V.E. (1999) Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska. *Permafrost Periglacial Processes* **10**: 17-37.

Pearson W.R. & Lipman D.J. (1988) Improved tools for biological sequence analysis. *Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A.* **85**: 2444-2448.

Porter T.M., Skillman J.E. & Moncalvo J.M. (2008) Fruiting body and soil rDNA sampling detects complementary assemblage of Agaricomycotina (Basidiomycota, Fungi) in a hemlock-dominated forest plot in southern Ontario. *Molec. Ecol.* **17**: 3037-3050.

Schadt C.W., Martin A.P., Lipson D.A. & Schmidt S.K. (2003) Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils. *Science* **301**: 1359-1361.

Scott A.J. (1995) Canada's vegetation: a world perspective. McGill-Queen's University Press, Montreal, Québec.

Shimodaira H. & Hasegawa M. (1999) Multiple comparisons of log-likelihood with applications to phylogenetic inference. *Molec. Biol. Evol.* **16**: 1114-1116.

Slaughter C.W. & Benson C.S. (1986) Seasonal snow and aufeis in Alaska's taiga. In: Kane D.L. (ed.), Proceedings: Cold Regions Hydrology American Water Resources Association, Bethesda, MD, pp. 101-109.

Smith S.E. & Read D.J. (1997) Mycorrhizal symbiosis, 2nd edition. Academic Press, London.

Swofford D.L. (2002) PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). 4.0b4a. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Taylor D.L., Booth M.G., McFarland J.W., Herriott I.C., Lennon N.J., Nusbaum C. & Marr T.G. (2008) Increasing ecological inference from high throughput sequencing of fungi in the environment through a tagging approach. *Molec Ecol. Resources* **8**: 742-752.

Taylor D.L., Herriott I.C., Long J. & O'Neill K. (2007) TOPO-TA is A-OK: A test of phylogenetic bias in fungal environmental clone library construction. *Environm. Microbiol.* **9**: 1329-1334.

Taylor D.L., Herriott I.C., Stone K.E., McFarland J.W., Booth M.G. & Leigh M.B. (2010) Resilience and vulnerability of fungal communities in Alaskan boreal forest soils. *Canad J. Forest Res.* **40**: 1288-1301.

Thompson J.D., Gibson T.J., Plewniak F., Jeanmougin F. & Higgins D.G. (1997) The CLUSTAL X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucl. Acids Res.* **25** 4876-4882.

Usher M.B., Callaghan T.V., Gilchrist G., Heal B.,

Juday G.P., Loeng H., Muir M.A.K. & Prestrud P. (2005) Principles of Conserving the Arctic's Biodiversity. In: Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge University Press, London, pp. 539-596.

Viereck L.A., Dyrness C.T., Batten A.R. & Wenzlick K.J. (1992) *Alaska vegetation classification*. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-286.

Whittaker R.J. (1975) Communities and ecosystems. Macmillan, New York.

Zwickl D.J. (2006) Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 146-151 (2013)

Russulales de Madagascar - observations de terrain

Paul Pirot

10 rue des Peupliers, B-6840 Neufchâteau, Belgique
paul.pirot.mycology@skynet.be

Résumé. – L'auteur présente brièvement les trois grands types de forêts qu'il a visités lors de ses nombreux séjours à Madagascar. Il décrit les récoltes qu'il a faites concernant les genres *Lactarius* et *Russula*. Il introduit l'association de naturalistes locaux « Mitsinjo », qui gère la réserve naturelle Analamazaotra, dans laquelle la plupart des observations ont été faites.

Abstract. – Russulales of Madagascar - field observations. The author speaks briefly about the three main forest types he visited during his numerous trips to Madagascar. He describes the collections he made concerning the genera *Lactarius* and *Russula*. He introduces the association of local naturalists "Mitsinjo", which manages the natural reserve Analamazaotra, in which most of the observations have been made.

Key words. – *Lactarius*, *Russula*, Madagascar

INTRODUCTION

Les champignons montrés ont pratiquement tous été photographiés dans la réserve naturelle Analamazaotra qui jouxte le parc National Mantadia. Elle est gérée par l'association Mitsinjo à Andasibe, à 145 km à l'est de la capitale Antananarivo. Je l'ai découverte en 2004 puis y ai effectué plusieurs séjours jusqu'en mai 2010. Avec, comme guide, essentiellement Christin Nasoavina, le président de cette association fondée par Rainer Dolch, un biologiste allemand.

J'avais constaté, lors de mon premier voyage, la méconnaissance totale des guides des parcs naturels en ce qui concerne le monde des champignons, y compris le rôle que jouent ceux-ci dans la forêt. Comme ma découverte de ce pays avait été une heureuse révélation, j'ai décidé de faire quelque chose en ce sens (Pirot 2006).

J'ai eu la chance de rencontrer, à Andasibe en février 2006, Bart Buyck, le spécialiste des champignons de Madagascar, qui y a fait déjà plus de dix séjours scientifiques. Il a aimablement accepté de relire mon texte.

Par ailleurs, J'ai eu l'occasion de partager déjà beaucoup de connaissances, avec Christin et quelques autres guides, aussi bien en salle que sur le terrain et sur la terrasse de l'association. Mon objectif est de leur permettre de s'y retrouver dans les principaux genres et groupes de champignons. Au fil de mes visites, j'ai pu leur amener des outils pour commencer l'étude du patrimoine fongique de leur région : loupes, appareil photo Nikon Coolpix 995 (le même que le mien), trépied, canifs pour une récolte « propre », ouvrages de référence (Courtecuisse & Duhem 1994, Roux 2008), PC portable, vidéoprojecteur pour lequel j'ai réalisé avec Christin un diaporama de type Powerpoint, à défilement automatique : « Biodiver-

sité d'Andasibe ». Enfin, j'ai pu, grâce à Hainaut Développement, leur porter de superbes posters, notamment à destination des écoles de la région, pour sensibiliser les jeunes au rôle des champignons dans la nature.

Grâce au coolpix, Christin peut prendre des photos de bonne qualité en mon absence, notamment dans des endroits où, vu mon âge, il me serait difficile d'aller (dans la réserve de Torotorofotsy, notamment).

L'OBSERVATION DES CHAMPIGNONS

Lors de mes 10 prospections plus ou moins longues, je n'ai pas vu énormément de champignons : ce n'est pas comme chez nous quand il y a de fortes poussées, avec des troupes d'amanites tue-mouches, de cèpes, d'hébélomes, de trompettes, etc.. Très souvent, on trouve seulement un ou deux exemplaires d'une espèce donnée. Seules les petites chanterelles et des collybio-mycenoïdes font exception. Il m'a aussi semblé, mais je peux me tromper, qu'il y a moins de diversité fongique que dans nos régions tempérées. Par contre, le moment de l'année importe moins qu'ici : dans la forêt tropicale (primaire ou secondaire), l'humidité est quasi constante. Ailleurs, la saison des pluies (surtout de décembre-février, c'est-à-dire l'été là-bas) est plus indiquée que la saison sèche, qui convient davantage au tourisme.

Il faut distinguer au moins trois types de biotopes :

- **La vraie forêt primaire**, où tous les arbres sont naturels (grands arbres efflanqués à tronc blanchâtre, *Cryptocarya*, palissandre, etc.).
- **La forêt secondaire ou « dégradée »**, où repoussent des essences indigènes à poussée rapide, comme le *Ravenala madagascariensis* (« arbre du voyageur », très peu sinon pas colonisé par des champignons) ou encore le *Pandanus* à proximité de l'eau ; les *Uapaca*, sous lesquels on trouve principalement les chanterelles, sont plutôt dans des zones plus dégagées, surtout sur les hauts-plateaux non loin de la capitale
- **Les forêts d'arbres « exotiques » plantés**, essentiellement des pins (avec *Suillus granulatus* et *S. luteus*), des eucalyptus – c'est sous *Eucalyptus robusta* que poussent la majorité des champignons récoltés par les Malgaches, des genres *Russula* et *Cantharellus* – et des mimosas. Sous ces arbres, pourquoi des champignons « européens », qui leur sont liés, ne se montreraient-ils pas ? Même si la flore et la faune malgache sont largement endémiques, j'ai peine à croire que les amanites rougissante, tue-mouches et phalloïde – que je crois vraiment bien connaître et pouvoir reconnaître – sont fondamentalement différentes de nos espèces ; tout au plus, leur concèderais-je le rang de variété ou de forme !

Les guides de l'association Mitsinjo ont aménagé un beau sentier de promenade pour découvrir la réserve qu'ils gèrent. La plupart des espèces observées le long du sentier sont foliicoles (marasmes) ou lignicoles (polypores). Le sol est couvert d'un tapis de feuilles coriaces et de débris végétaux pourrissants. On trouve bien sûr des espèces typiques des milieux tropicaux, et même des endémiques à la grande île. Les saprotrophes (coprins, lépiotes, psathyrelles) sont en tout cas bien plus nombreux que les mycorhiziens (sauf les *Suillus* des pins). Certains genres sont même plutôt anecdotiques, comme les cortinaires, hébélomes, inocybes. Déjà R. Heim (1937) écrivait : « Parmi les nombreux matériaux que j'ai reçus, de 1926 à 1933, de MM. Decary et Bouriquet, quelques rares spécimens de Russules figuraient, mais l'absence totale de Lactaires pouvait faire supposer que ce genre, de même que le genre *Cortinarius*, n'était pas représenté à Madagascar ». Je n'ai personnellement récolté et photographié qu'un seul cortinaire, proche de nos *Acuti*.

Lactarius

J'ai été frappé par le peu de lactaires observés, au point d'écrire, lors de la rédaction de la brochure Olatra (Pirot 2006), que je n'en avais vu aucune espèce. Depuis lors, j'ai observé 3 fois un *Lactarius cf. hepaticus* (à lait jaunissant sur mouchoir), sous les pins, avec la couleur caractéristique qui lui a valu son nom. Une particularité m'a frappé : le bord plus clair de la marge

prend parfois l'aspect d'une nette bordure blanche, un peu comme chez notre *L. azonites*.

Les photos de Christin montrent un lactaire, photographié dans le parc Mantadia qui se trouve de l'autre côté de la route asphaltée qui mène au village d'Andasibe : il évoque une sorte de croisement entre un *Floccularia* et un pied de mouton (*Hydnum repandum* !).

J'ai moi-même, peut-être (!), vu deux autres lactaires.

Un jour, j'ai eu l'impression d'observer un lactaire… qui n'avait pas de lait apparent. j'écrivais, le 24.V.2007 : « non loin du Vakôna forest lodge, on observe quelques champignons dont une "russule-lactaire" intrigante, près d'une russule plus typique évoquant *R. vesca* : attention ! car les deux sont sur la même photo... On dirait... un lactaire sans lait, ou n'en ayant plus, car il a taché les lames de brun (comme chez *L. volemus*) ».

Le deuxième me fut révélé à… Bellême, après la projection d'un large aperçu des champignons malgaches, à propos d'un champignon que je prenais pour une « russule » fort voilée à la marge. Je n'avais pas observé de lait. « Et tu crois encore que tous les lactaires ont du lait ? » m'a dit B. Buyck. Surprenant, non ? Peut-être que l'espèce photographiée par Christin le 30.III.2009 aide à comprendre : il est possible que sa photo montre la même espèce par temps humide, c'est-à-dire vraisemblablement l'espèce de la planche IA de l'ouvrage de R. Heim (op. cit.) : *Lactariopsis pandani* Heim (décrite pp. 37 à 43), lignicole sur bois pourri de *Pandanus*.

Russula

Les russules sont plus nombreuses et présentent des caractères qui frappent dès qu'on les voit :

• Elles poussent fidèlement au pied des tout jeunes arbres à même les sacs en plastique noir des pépinières de Mitsinjo (l'association s'efforce d'effectuer une reforestation bien nécessaire suite à la pratique du *tavy*, pour la production de charbon de bois, base de la cuisine malgache). La première fois que j'ai voulu photographier ces jeunes arbres, un des guides s'est élancé pour arracher les russules « qui gênaient et allaient gâcher ma photo » ! Belle occasion d'expliquer le phénomène de la mycorhization.

• Beaucoup sont excoriées, voire très excoriées à la marge, comme notre *R. cutefracta*, *R. anatina*, et, dans une certaine mesure, notre *R. virescens*.

Figure 1 – *Russula annulata*

• Beaucoup d'espèces ont la marge très peignée-tuberculeuse, comme les pectinées européennes ; certaines sont à la fois excoriées et pectinées.
• Il leur arrive de pousser dans des talus parfois abrupts, avec alors le pied très courbé, pour exposer leur hyménium vers le sol en contrebas - mais c'est aussi le cas de bolets, amanites, etc. Pourquoi ? Alors que ce serait bien plus « confortable » pour elles d'être au pied des arbres qui sont au-dessus du talus que dans la terre nue verticale ! Sauf si les mycéliums qui sont au niveau des radicelles ont moins d'effort à faire pour déléguer vers le talus ce qui constituera les primordiums puis les sporophores…
• Les plus intéressantes sont évidemment celles qui poussent dans la forêt originelle, et présentent des caractères inconnus chez nous : morphologie inhabituelle, voile abondant à la marge ou même, comme chez *Russula annulata* (fig. 1), un anneau sur le pied. Il existe de nombreux taxons infraspécifiques de cette espèce, notamment la var. *exannulata* et les subsp. *annulata* et *aurantia* (comme l'avait déjà observé R. Heim 1937 : cf. sa planche II, en couleurs) ; avec un tout petit microscope, j'ai même pu voir les spores épineuses, à épines isolées, sans réseau.
• Il y en a qui sont considérées comme des « antiquités », dont le type, *R. archaea*, a été décrit par R. Heim, à lames larges et espacées. J'ai cru en voir une, toute jaune comme un Hygrocybe, genre auquel j'avais d'abord pensé sur le terrain (!). Grâce à B. Buyck et à B. Duhem, qui en a réalisé une jolie aquarelle, j'ai pu découvrir qu'il s'agit de *Russula discopus*. C'est dire qu'on peut être très surpris avec les champignons malgaches !

Quelles espèces de russules ressemblent le plus aux espèces européennes ? Il faut bien quelques points de repère…
• *Russula madecassensis* semble être la plus commune : les Malgaches enlèvent le plus possible le revêtement du chapeau pour la vendre le long des routes. Pour la rendre plus appétissante parce que la couleur violette ferait peur ?
• *Russula cf. vesca* montre une réaction orangé vif au sulfate de fer.
• *Russula cf. cyanoxantha* a les lames lardacées et son chapeau montre les couleurs « gorge de pigeon ».
• *Russula cf. grisea* a le chapeau gris-vert des *Griseinae*.
• *Russula cf. pectinatoides* a la base du pied rouge et le même goût de caoutchouc.
• *Russula cf. densifolia* est très âcre, rougissante d'abord, en forêt primaire.

En tout cas, beaucoup ont de très vives couleurs, comme nos émétiques, mais il y en a bien davantage qui nous ont ravis que permis de les nommer !

DISCUSSION

Il est très probable que beaucoup de ces espèces ne sont pas encore connues des mycologues. Pourquoi n'ai-je pas tenté de les nommer validement ? Parce que je pense que c'est le travail des professionnels, les « vrais » mycologues qui sont payés pour cela, et parce que je m'en sens incompétent : la documentation nécessaire est immense, vu la mondialisation des connaissances en la matière. Ce qui peut expliquer le temps nécessaire pour publier. Sans compter que la biologie moléculaire ne manquera pas de s'en mêler… et qu'elle n'est encore qu'à la portée des universités bien équipées. En rédigeant Olatra, je n'avais pas d'autre ambition que d'ordre pédagogique et didactique : susciter de l'intérêt pour un pan tout à fait négligé, par les Malgaches en tout cas, de leur riche patrimoine naturel. Je préfère donc laisser aux scientifiques - Bart Buyck et ses collègues professionnels l'ont bien compris - le soin de décrire des taxons souvent nouveaux pour la science.

Mais alors, quel peut être le rôle des amateurs comme moi? Il est tout compte fait le même que dans nos pays européens à longue tradition mycologique :
• Observer et décrire les espèces rencontrées, essentiellement macroscopiquement et écologiquement (un petit enregistreur numérique de terrain permet de consigner ses observations sur place).
• Prendre de bonnes photos *in situ*.

Figure 2 – L'équipe des guides de l'association Mitsinjo à Andasibe, avec Rainer Dolch.

• Réaliser de bons exsiccata (très difficile en zone tropicale !) qui pourront être utilisés par les professionnels, pour la microscopie et l'analyse éventuelle de l'ADN.

Il est indispensable, évidemment, d'accepter que ce soient les spécialistes qui mettent leur nom derrière le champignon, quand il s'agit d'une espèce (var. ou f.) non encore décrite. Que les publications fassent tout de même mention du rôle (leg. au minimum + remerciements) de l'amateur qui a collaboré, c'est la moindre des choses… et cela leur fera plaisir : il s'ajoutera à celui de la découverte, qui fait le bonheur des amateurs bénévoles !

Qu'ai-je recherché lors de mes nombreuses sorties sur le terrain avec Christin et son équipe de guides (fig. 2) ? Je le redis encore, ce fut pour moi une activité pédagogique, didactique, visant à faire prendre connaissance aux Malgaches du trésor fongique de leurs forêts… qui en dépendent. Sur les deux posters essentiellement destinés aux écoles de la région, j'ai osé écrire, en français et en malgache : « Sans les champignons, pas de forêt » - « Raha tsy misy ny olatra dia, tsy misy ihany koa ny ala »

Les Malgaches feront-ils de la mycologie dans un avenir proche ? N'oublions pas que les activités de loisirs naturalistes et culturels sont un luxe… de riches. Quand on pense essentiellement à la subsistance quotidienne de sa famille, seul le football mérite qu'on lui consacre gratuitement son temps !

Quant à manger des champignons, c'est juste pour le gag, oui, car cela ne vaut pas le riz quotidien, indispensable ! S'ils trouvent le moyen de vendre des champignons à un étranger (*vazaha*), ils n'hésiteront pas, pour avoir un peu d'argent

Il faut pourtant semer, dès aujourd'hui, des graines d'intérêt qui sans doute germeront quand la vie sera plus facile dans la Grande Ile C'est le but de la brochure Olatra, qu'on peut maintenant trouver à la boutique de l'association, parmi les rares documents pédagogiques qui y sont disponibles, essentiellement en malgache et en anglais. Les posters aussi sont destinés à cet aspect pédagogique de sensibilisation au rôle capital des champignons pour la forêt malgache. Les jeunes sont, comme chez nous, l'espoir de ce pays : dans les groupes scolaires qui découvrent la réserve gérée par l'association Mitsinjo, en compagnie de Christin, peut-être y a-t-il l'un ou l'autre futur mycophile ou même mycologue ?

Il reste donc à espérer que des vocations naîtront, pourquoi pas de façon durable comme chez Mahira, qui a choisi de travailler, avec l'aide de Christin, sur les champignons

pour faire sa thèse en environnement à l'université d'Antananarivo. Quand je l'ai quitté en mai dernier, il m'a demandé : « Quand est-ce que tu reviens, dis ? », avec tant d'insistance que je suis obligé d'y retourner dès que possible !

BIBLIOGRAPHIE

Courtecuisse R. & Duhem B. (1994) Guide des champignons de France et d'Europe. Delachaux & Niestlé, 476 p.

Heim R. (1937) Les Lactario-russulés du domaine oriental de Madagascar : Essai sur la Classification et la Phylogénie des Astérosporales. *Prodrome à une Flore Mycologique de Madagascar et Dépendances* **1**: 196 p. + 8 pl. h.t.

Pirot P. (2006) OLATRA, Champignons d'Andasibe (Madagascar), Série Biodiversité d'Andasibe-Périnet, 76 p.

Roux P. (2008) Mille et un champignons. Éd. Roux, Ste-Sigolène, 1223 p.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 152-161 (2013)

Lactarius volemus (Russulales): from a traditional morphological species to a worldwide species complex

Kobeke Van de Putte[1]*, Jorinde Nuytinck[2] & Annemieke Verbeken[1]

[1] Ghent University, Department of Biology, Research Group Mycology, K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Ghent, Belgium
[2] Naturalis Biodiversity Center, Section National Herbarium of the Netherlands, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands
* Corresponding author: kobeke.vandeputte@ugent.be

Abstract. – Fungal species have been mainly diagnosed by their morphological characteristics up to the middle of the 20th century. Starting from the 1960s and 1970s, the application of DNA-based methods ushered in a new era of species delimitation. Numerous genetically isolated clusters within many of the traditional morphological species have now been revealed and previous taxonomic insights became perturbed. *Lactifluus volemus* (Fr.: Fr.) Kuntze is such a traditional morphological species. It has been described from Sweden by Fries in 1821. Since then, however, the name has been applied for morphological look-alikes in Guatemala, Mexico, eastern North America and Asia, where it forms ectomycorrhiza in both deciduous and coniferous forests. Is Fries' *L. volemus* indeed such a widespread species? Or is it in fact a complex of different species with limited geographical distributions? If *L. volemus* represent a species complex, are these different species cryptic or pseudo-cryptic? We summarize and discuss several recent morphological and molecular phylogenetic findings confirming that *L. volemus* represents a species complex and that at least some of these species are pseudo-cryptic.

Résumé. – ***Lactarius volemus* (Russulales) : de l'espèce morphologique traditionnelle à un complexe mondial d'espèces.** Jusqu'au milieu du 20e siècle, les espèces fongiques ont été principalement décrites sur base de leurs caractères morphologiques. A partir des années 1960 et 1970, l'application des méthodes basées sur l'ADN a inauguré une nouvelle ère pour la délimitation des espèces. De nombreux clusters isolés génétiquement ont été découverts au sein de beaucoup d'espèces morphologiques traditionnelles et les conceptions taxonomiques en ont été perturbées. *Lactifluus volemus* (Fr.: Fr.) Kuntze est l'une de ces espèces traditionnelles. Elle a été décrite de Suède par Fries, en 1821. Depuis lors, cependant, le nom est utilisé pour des sosies morphologiques au Guatemala, au Mexique, dans l'est de l'Amérique du Nord et en Asie, où elle forme des ectomycorhizes dans les forêts de feuillus aussi bien que de conifères. L'espèce de Fries a-t-elle vraiment une aire de distribution aussi large ? Ou bien s'agit-il en fait d'un complexe de différentes espèces ayant chacune une distribution géographique limitée ? Si *L. volemus* représente un complexe d'espèces, ces différentes espèces sont-elles cryptiques ou pseudo-cryptiques ? Nous résumons et discutons plusieurs découvertes récentes, tant en morphologie qu'en phylogénétique moléculaire, qui ont confirmé que *L. volemus* représentait bien un complexe d'espèces et qu'au moins quelques-unes de ces espèces étaient pseudo-cryptiques

Key words. – *Lactarius volemus*, morphological species, phylogenetic species, species complex, cryptic, pseudo-cryptic

TAXONOMY PERTURBED

Fungal species have been mainly diagnosed by their morphological characteristics up to the middle of the 20th century. Speciation, however, can occur without accompanying morphological changes. The true diversity is therefore likely to be much higher than the current number of nominal species, most of which are diagnosed based on morphology (Bickford et al. 2007). Starting from the 1960s and 1970s, the application of DNA-based methods ushered in a new era of species delimitation. Numerous genetically isolated lineages within many of the traditional morphological species have now been revealed and previous taxonomic insights have been perturbed (Brasier 1997). This seems to be a general rather than an exceptional case in fungi and as molecular phylogenetic studies have become prevalent, so have the records of cryptic and pseudo-cryptic species (e.g. Dettman et al. 2006, Hallenberg et al. 2007, Hedh et al. 2008, Kauserud et al. 2006 and 2007, Le Gac et al. 2007, Matute et al. 2006, Steenkamp et al. 2002, Stubbe et al. 2010, Van de Putte et al. 2010).

Whereas cryptic species are morphologically indistinguishable, pseudo-cryptic species can be distinguished morphologically when the right features are considered (Verbruggen et al. 2005). Because differences between species are often rather subtle – especially in groups of organisms with a rather simple morphology - such diagnostics may have previously escaped the notice of the observer (Bickford et al. 2007). In addition, subtle differences may have been often regarded as intraspecific variation.

LACTIFLUUS VOLEMUS, A SINGLE WIDESPREAD SPECIES?

Lactifluus volemus (Fr.: Fr.) Kuntze [syn.: *Lactarius volemus* (Fr.: Fr.) Fr.] is a traditional morphological species, described from Sweden by Elias Magnus Fries as *Agaricus volemus* (Fries 1821). Its dry, often velvety, clay-buff to orange-brown or reddish-brown cap, greenish reaction with $FeSO_4$, fishy smell and extremely abundant white latex, make it easily recognizable in the field. The latex is unchanging when isolated, but when it stays in contact with the basidiocarp, it stains context and lamellae brown while usually slowly becoming brown itself. Microscopically, it is characterized by abundant hymenial lamprocystidia (cystidia with a distinctly thickened wall), a pilei- and stipitipellis with a lampropalisade structure (a layer of anticline, thick-walled and rather long terminal elements on top of a sublayer of rounded cells), numerous rosettes of sphaerocytes in the trama of the lamellae and subglobose to globose spores with an amyloid reticulate ornamentation. These macro- and micromorphological characteristics make *L. volemus* unique in Europe. However, since its description by Fries in 1821, the name has been applied for morphological look-alikes in Guatemala, Mexico, eastern North America and Asia, where it forms ectomycorrhiza with both deciduous and coniferous trees. Is Fries' *L. volemus* indeed such a widespread species? Or is it in fact a complex of different species with limited geographical distributions? In other words, are the North-American and Asian collections distinct from the European ones and in need of new names?

Although *L. volemus* is morphologically well defined among the other *Lactifluus* species, substantial variation in colour, lamellae spacing and changing and staining of the latex has been observed. This variation has led to the description of different varieties to which, in general, no taxonomical importance seems to be attributed (Bouchet 1959, Dörfelt et al. 2004, Fries 1838, Heim 1962, Hesler & Smith 1979, Maire 1937, Neuhoff 1956, Peck 1885). This morphological variation, however, prompts another question. If *L. volemus* indeed represent a species complex, are these different species cryptic or pseudo-cryptic?

RECENT FINDINGS CONCERNING *LACTARIUS VOLEMUS* SENSU LATO

Several recent morphological and molecular phylogenetic findings have indeed confirmed that *L. volemus* indeed represents a species

complex and that at least some of these species are pseudo-cryptic.

Latest preliminary results

Our latest preliminary results based on nuclear ribosomal ITS and LSU and nuclear protein-coding *rpb2* sequences indicate the existence of three species in Europe (Van de Putte, Ghent University, Belgium; Hughes & Petersen, University of Tennessee, USA; Methven, Eastern Illinois University, USA, unpubl. res.) and at least 5 species in North-America. Species were delimited using a multilocus geneaological approach (Taylor et al. 2000). Monophyletic clades were regarded as phylogenetic species when they were concordantly supported by the majority of the single-locus genealogies, and not contradicted by any other locus at the same level of support (ML bootstrap ≥ 75%, BI posterior probability ≥ 95%) (Dettman et al. 2003, Pringle et al. 2005).

As Fries did not specify a type collection, which out of three European species represents the authenthic *L. volemus*? An authentic sequence ought to be a Swedish one. Two of the three clades comprise Swedish sequences, but one of them is characterized by a pale yellowish-brown cap, while the other has the typical – by Fries described – orange-brown cap. Therefore, we consider the latter to represent the authentic *L. volemus*. Whether more morphological characters allow to distinguish between these species has yet to be examined in detail.

Based on the concordance of nuclear LSU, ITS, *rpb1*, *rpb2* and mitochondrial *atp6* geneaologies, we revealed 6 species within *L. volemus* of Sikkim Himalaya. Three of these can be distinguished based on morphology and are described as new species (Van de Putte, Ghent University, Belgium, unpubl. res.).

Lactifluus volemus from Japan and China

Using nuclear LSU sequence data, Shimono et al. (2007) distinguished three major genetically isolated clades within the Japanese and Chinese *L. volemus* group (Clades A-C). Clade A included three clusters of *L. volemus* strains, i.e., velvet, red, and Chinese types. Clade B included two clusters, i.e., the common and red types of *Lactarius corrugis* Peck. The common type of *L. volemus* and the *L. volemus* var. *flavus* look-alikes formed two subclades of clade C. Since cap colour supported the delimitation of these clades, they suggested that this can be a reliable diagnostic character. Additionally, they mentioned that microscopical characters, taste and fatty acid composition of the four groups differed from one another. Due to the limited molecular and geographical data set, however, Shimono et al. (2007) did not conduct any taxonomic revisions.

Lactifluus volemus from northern Thailand

Based on ITS sequences, Le (2007) distinguished at least four clades within *L. volemus* of northern Thailand. Those clades also differed in pileus colour, length of terminal pilei- and stipitipellis hairs and length of lamprocystidia. As Shimono et al. (2007), Le (2007) also did not undertake taxonomical changes due to the limited data set. In an attempt to do so, Van de Putte et al. (2010) continued on Le's work and conducted a more exhaustive morphological and multi-locus molecular phylogenetic study of the *L. volemus* group in northern Thailand. The main goal of this research was to identify species by using LSU, ITS and *rpb2* sequence data and to uncover their diagnostic morphological characteristics. The main results are discussed below.

Molecular analyses – Details on sampling, DNA extraction, PCR amplification, sequencing, alignments and data analysis are outlined in Van de Putte et al. (2010). Figure 1 shows the three-locus Maximum Likelihood phylogram with the associated bootstrap values and posterior probability values of the 50% majority consensus Bayesian Inference three-locus tree. Only bootstrap values above 75% and posterior probabilities above 85% are shown. *Lactarius volemus* sensu lato forms a monophyletic clade with a confidence value of 100%. Twelve strongly supported monophyletic lineages and

six terminal branches represent no less than eighteen species in northern Thailand. The actual number of species is even likely to be higher since the phylogenetic position of specimens *Le* 228, *Le* 247, *Le* 249, *Desjardin* 7577 and specimens *Le* 230, *Van de Putte* 08-008 is not resolved. Either these specimens belong to lineages three and four respectively or they form distinctive evolutionary lineages on their own.

Both LSU, ITS and *rpb2* have proven to be useful markers when it comes to identifying species within the *L. volemus* complex. The three single-locus phylograms corresponded well, revealing the same species with a good support. However, the combined LSU and *rpb2* loci, being rather easy to amplify and far more easy to align than ITS, are the most suitable markers for species delineation.

Morphological diagnostics -- Six out of eighteen species are pseudo-cryptic and have been renamed, described and illustrated by Van de Putte et al. (2010): *Lactarius acicularis*, *Lactarius crocatus*, *Lactarius distantifolius*, *Lactarius longipilus*, *Lactarius pinguis* and *Lactarius vitellinus* [combination in *Lactifluus* in preparation, Verbeken et al.]. The most obvious differences between these species are shown in figures 2 and 3 and the key to the species:

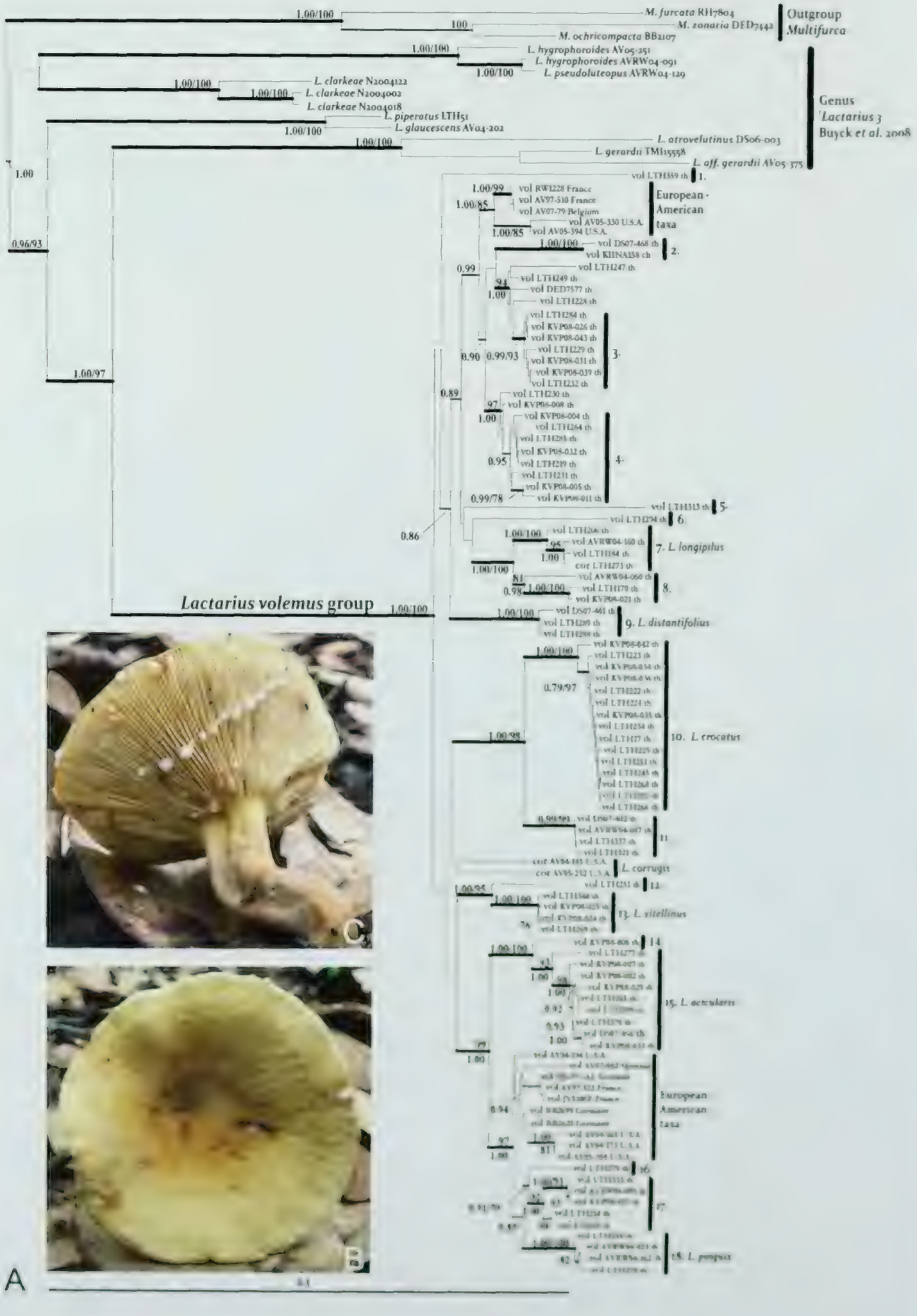
1. Gills very distant; pleurolamprocystidia very slender, 7 µm broad maximum; cap rusty orange. ..... ***Lactarius distantifolius***
1. Gills close; pleurolamprocystidia broader. 2
2. Pleurolamprocystidia very broad, up to 17 µm. ..... ***Lactarius pinguis***
2. Pleurolamprocystidia more slender. 3
3. Numerous pileipellis hairs up to 100 µm or more 4
3. Pileipellis hairs almost never up to 100 µm. 5
4. Spore ornamentation up to 2.3 µm high; pileus reddish-brown or brown. ..... ***Lactarius longipilus***
4. Spore ornamentation up to 1.4 µm high; pileus brown or orange-brown. ..... ***Lactarius acicularis***
5. Pleurolamprocystidia often longer than 100 µm, up to 130 µm; pileus with orange tinges. ..... ***Lactarius crocatus***
5. Pleurolamprocystidia rarely longer than 100 µm, up to 103 µm; pileus dominantly yellow with orange tinges. ..... ***Lactarius vitellinus***

Pleurolamprocystidia and pileipellis hairs are the most important diagnostic features. A critical examination of pileipellis hair length and breadth and length of the pleurolamprocystidia is needed to identify the different species. Importantly, these elements should be measured halfway the cap radius of mature specimens. Accurate lengths of pileipellis hairs should be measured from scalps taken from the pileus surface, rather than from sections in which long hairs are often broken.

Spore morphology is, in general, not very useful due to the phenotypic plasticity of the height and acuteness of the ridges, the regularity of the meshes and the size of the spores. Nevertheless, a close examination of the height of the ridges is imperative to distinguish *L. acicularis* from *L. longipilus* (fig. 2).

In agreement with Shimono et al. (2007), we observed that cap colour supports the delimitation of at least some species. However, infraspecific variability can be high, or different species can be characterized by the same colour. Although cap colour can allow for a tentative assignment of the specimens to one or more species, we stress that it should not be used as a diagnostic character without the corroboration of micromorphological characters. Additionally, the observer should be aware that the colour of the cap often evolves from rather dark-brown or dark reddish-brown in young specimens to pale brown or even very pale yellowish-white in fully grown specimens.

The lamellar density and the changing and staining of the latex have been reported to be quite variable (Hesler & Smith 1979, Le 2007, Shimono et al. 2007, Wang 2007). Three of our


M. furcata RH7804
M. zonaria DED7442
M. ochricompacta BB2107
Outgroup Multifurca
L. hygrophoroides AV05-251
L. hygrophoroides AVRW04-091
L. pseudoluteopus AVRW04-129
L. clarkeae N2004122
L. clarkeae N2004002
L. clarkeae N2004018
L. piperatus LTH51
L. glaucescens AV04-202
L. atrovelutinus DS06-003
L. gerardii TM15558
L. aff. gerardii AV05-375
Genus 'Lactarius 3' Buyck et al. 2008
European - American taxa
Lactarius volemus group
1. L. longipilus
2. L. distantifolius
3. L. crocatus
4. L. corrugis
5. L. vitellinus
6. L. oculatus
7. European American taxa
8. L. pouzarii
A
B
C

sampled collections were characterized by distinctly distant gills. And indeed, they clustered together forming a single species, described by Van de Putte et al. (2010) as *L. distantifolius* (fig. 3). We did observe some variation, however, not species specific, concerning the changing and staining of the latex. The white latex stains, as mentioned above, context and lamellae brown when staying in contact with it. This reaction was indeed observed without exception. When it stays in contact with the flesh, the latex also usually discolours brown, either slowly (up to half an hour), or rather quick (after a few minutes). In some cases, however, the latex remains white. Singleton *Van de Putte* 08-006 is distinct from all collections due to its watery white latex which discolours brown as soon as it exudes from the basidiocarp. Furthermore, this collection is characterized by a distinct pale brownish cap, which we never observed in any other collection. Regardless these distinct morphological traits and its isolated phylogenetic position (fig. 1), we did not describe it as new to science. Sampling multiple collections, and therefore taking into account intraspecific morphological variation, is, to our opinion, a prerequisite when describing new species. Therefore, none of the other five singletons (fig. 1) were described.

Shimono et al. (2007) found that the velvet type of *L. volemus* in Japan corresponds to a separate phylogenetic taxon. We indeed observed specimens that were conspicuously more velvety than others, but these are scattered throughout the different clades. This is not surprising considering the ephemeral nature of this character. Basidiocarps with a more exposed position often have a less velvety cap in comparison with basidiocarps standing more sheltered. The presence, absence or intensity of the velvety aspect also depends on the developmental stage of the basidiocarps. Young basidiocarps are often distinctly velvety, whereas fully grown basidiocarps of the same collection can be not velvety at all.

While the above six species are pseudocryptic, the six other monophyletic lineages remain cryptic. Interestingly, in five of these lineages (three, four, eight, eleven and seventeen), morphological trends could be observed:

Reddish-brown, orange-brown and dark brick colour variants occur in both lineages three and four. Lineage three typically has rather short and slender pleurolamprocystidia (up to 9 µm broad, up to around 100 µm long) and short pileipellis hairs (rarely exceeding 50-55 µm). Lineage four comprises both specimens with short (up to around 100 µm) and long (up to 130 µm) pleurolamprocystidia which are slightly broader (up to 10-12 µm) than those of lineage three. Its pileipellis hairs, extending up to 40-45 µm, are slightly shorter than those of lineage three.

Lineage eight shares the reddish-brown cap colour and the slender pleurolamprocystidia with its sister species *L. longipilus*. Microscopically, they differ by the length of their pileipellis hairs, which are distinctly shorter in lineage eight (up to 75 µm maximum).

Lineage eleven shares the orange cap colour and long pleurolamprocystidia with is sister species *L. crocatus*. It differs from *L. crocatus* by the more slender and less thick-walled pleurolamprocystidia (up to 9 µm broad, wall up to 4 µm).

Lineage seventeen is characterized by pale yellowish-white basidiocarps and is therefore indistinguishable in the field from its sister species *L. pinguis*. Microscopically, however, lineage seventeen differs from *L. pinguis* by the less broad pleurolamprocystidia and the shorter pileipellis hairs.

Regardless these morphological trends, we still consider these five lineages to be cryptic because their morphological differences are

Figure 1 [page 156] – A: Maximum Likelihood phylogram of *Lactarius volemus* sensu lato from northern Thailand based on LSU, ITS and *rpb2* nuclear sequences. Posterior probability values of the Bayesian Inference analysis are added. Bootstrap values ≥75% and posterior probabilities ≥85% are shown. Branches in bold lead to well supported clades. B-C: basidiocarp of collection *Van de Putte* 08-006, one out of six collections positioned at a terminal branch in the phylogram. It is characterized by a pale brown cap (B) and watery white latex which discolours brownish as soon as it exudes from the basidiocarp (C)

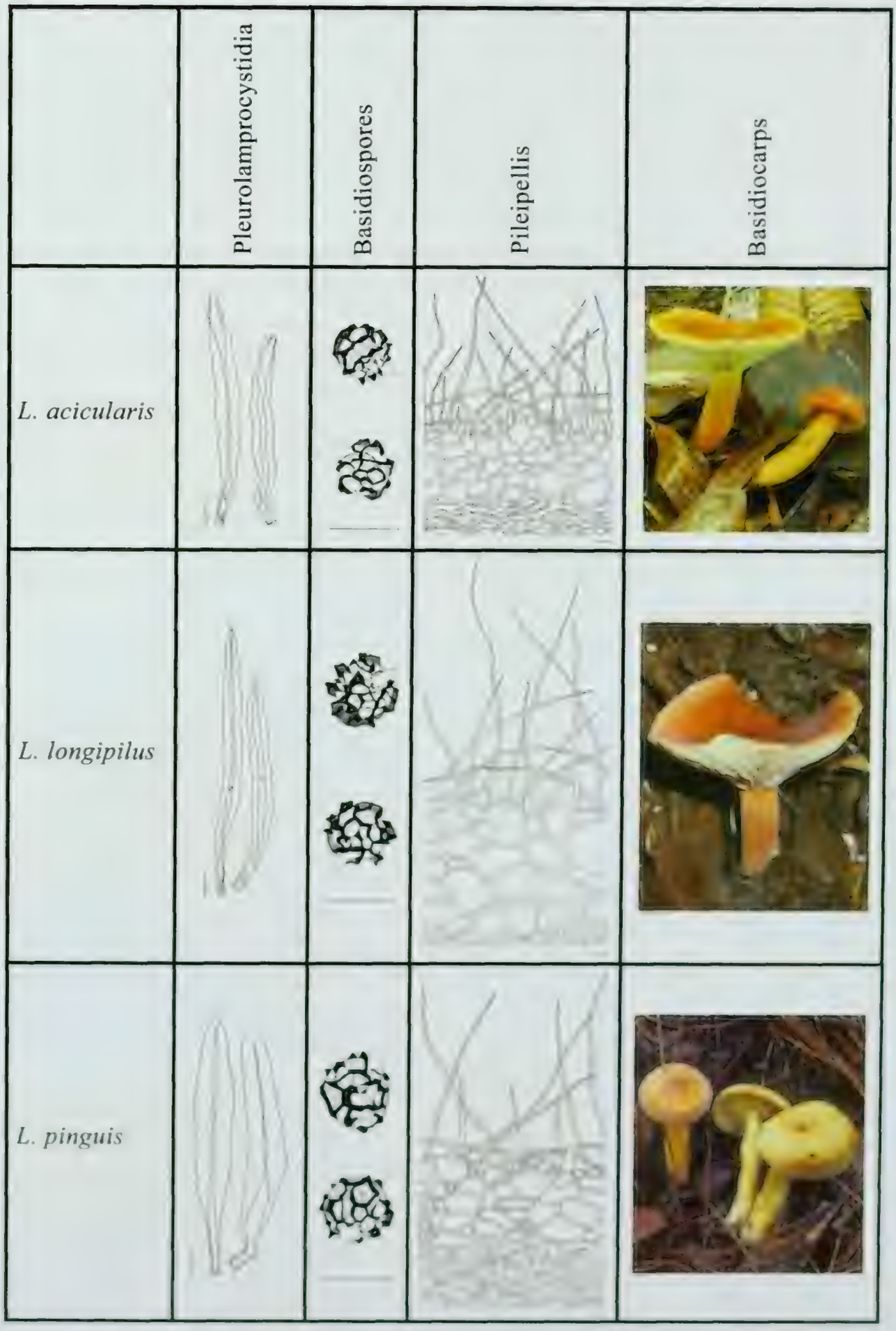


Figure 2 – *Lactarius acicularis*, *Lactarius longipilus* and *Lactarius pinguis*, three species characterized by long pileipellis hairs (often exceeding 100 µm). Line drawings of micromorphological traits (pleurolamprocystidia, spores and pileipellis hairs) are given for each species, as well as photographs of basidiocarps. Scale bar = 10 µm.

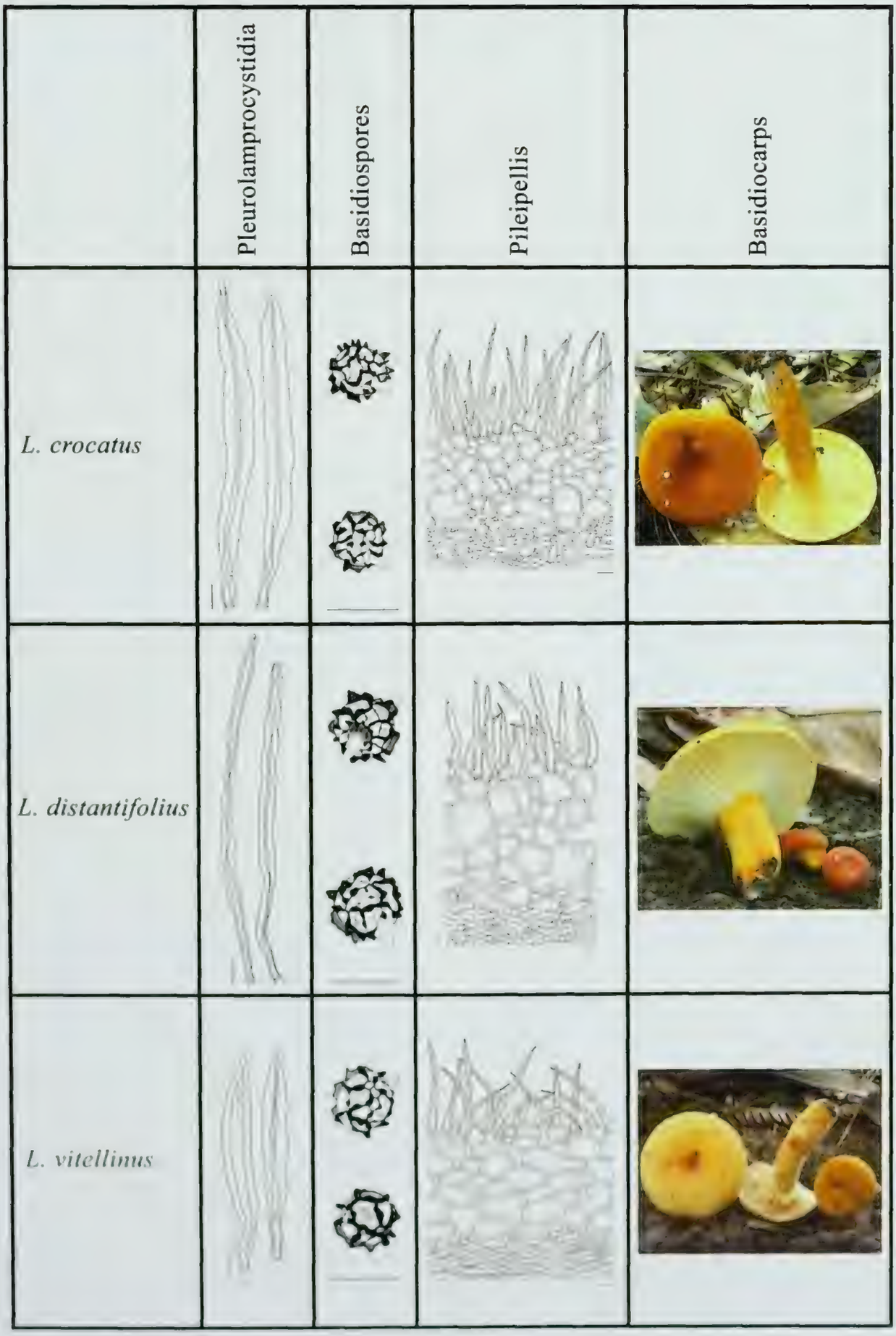


Figure 3 – *Lactarius crocatus*, *Lactarius distantifolius* and *Lactarius vitellinus*, three species characterized by short pileipellis hairs (never more than 100 µm, usually up to 75 µm maximum). Line drawings of micromorphological traits (pleurolamprocystidia, spores and pileipellis hairs) are given for each species, as well as photographs of basidiocarps. Scale bar = 10 µm.

too subtle to distinguish them from one another unambiguously. Morphology merely allows for a tentative allocation of specimens to one or more lineages, and corroboration of molecular data is needed for a clear-cut identification. Additional studies should investigate potential physiological, chemical, ectomycorrhizal or ecological differences between these clades.

CONCLUDING REMARK

Some morphological species may turn out to be valid species. However, some are not, with *L. volemus* being a perfect example. As look-alikes have been lumped into single artificial species, relying solely on morphology has lead to an unnatural classification and an underestimation of biodiversity. When using the right markers, DNA-based phylogeny can unmask those look-alike species. Moreover, it has the potential to reveal new species and to guide us towards a more accurate estimate of evolutionary history and biodiversity. Morphology based taxonomy, however, should not be abandoned. Once genetically isolated species have been identified, morphology should be re-evaluated in order to construct a new taxonomy.

ACKNOWLEDGMENTS

The first author is supported by the "Bijzonder Onderzoeksfonds Ghent University" (BOF). We would like to express our gratitude to all who provided collections for this research and helped during the fieldwork: Huyen Thanh Le, Ruben Walleyn, Else Vellinga, Dennis Desjardin, Samantha Karunarathna, Phongeun Sysouphanthong, Jian Kui-Liu, Rui-Lin Zhao and Michael Pilkington. We would like to acknowledge Prof. Kevin Hyde and Mae Fah Luang University, and Dr. Saisamorn Lumyong of Chiang Mai University for providing a Material Transfer Agreement that allowed removal of fungal specimens from Thailand.

REFERENCES

Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., Ingram K.K. & Das I. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. Evol.* **22** (3): 148-155.

Bouchet P. (1959) L'année mycologique 1958 en Charente Maritime. *Bull. trimest. Soc. mycol. France* **96** (3): 271-287.

Brasier C.M. (1997) Fungal species in practice: identifying species units in fungi. In: Claridge M.F., Dahwah H.A., Wilson M.R. (eds), Species: the units of biodiversity. Chapman & Hall, London, pp. 135-170.

Dettman J.R., Jacobson D.J. & Taylor J.W. (2006) Multilocus sequence data reveal extensive phylogenetic species diversity within the *Neurospora discreta* complex. *Mycologia* **98** (3): 436-446.

Dörfelt H., Kiet T.T. & Berg A. (2004) Neue Makromyceten-Kollektionen von Vietnam und deren systematische und ökogeographische Bedeutung. *Feddes Repert.* **115**: 164-177.

Fries E.M. (1838) Epicrisis systematis mycologici seu synopsis Hymenomycetum. Uppsala.

Fries E.M. (1821) Systema Mycologium **1**: 69.

Hallenberg N., Nilsson R.H., Antonelli A., Wu S.H., Maekawa N. & Norden B. (2007) The *Peniophorella praetermissa* species complex (Basidiomycota). *Mycol. Res.* **111**: 1366-1376.

Hedh J., Samson P., Erland S. & Tunlid A. (2008) Multiple gene genealogies and species recognition in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Mycol. Res.* **112**: 965-975.

Heim R. (1962) Contribution à la flore mycologique de la Thailande. *Rev. Mycol.* **27**: 124-158.

Hesler L.R. & Smith A.H. (1979) North American species of *Lactarius*. University Michigan Press, Ann Arbor.

Kauserud H., Stensrud O., Decock C., Shalchian-Tabrizi K. & Schumacher T. (2006) Multiple gene genealogies and AFLPs suggest cryptic speciation and long-distance dispersal in the basidiomycete *Serpula himantioides* (Boletales). *Molec. Ecol.* **15** (2): 421-431.

Kauserud H., Shalchian-Tabrizi K. & Decock C. (2007) Multilocus sequencing reveals multiple geographically structured lineages of *Conophora arida* and *C. olivacea* (Boletales) in North America. *Mycologia* **99** (5): 705-713.

Le H.T. (2007) Biodiversity of the genus *Lactarius* (Basidiomycota) in northern Thailand. PhD dissertation. Chiang Mai University.

Le Gac M., Hood M.E., Fournier E. & Giraud T. (2007) Phylogenetic evidence of host-specific cryptic species in the anther smut fungus. *Evolution* **61** (1): 15-26.

Maire R. (1937) Fungi Maroccani. *Mém. Soc. Sci. nat. Maroc* **45**: 1-147.

Matute D.R., McEwen J.G., Montes B.A., San-Blas G., Bagagli E., Rausher J.T., Restrepo A., Morais F., Nino-Vega G. & Taylor J.W. (2006) Cryptic speciation and recombination in the fungus *Paracoccidioides brasiliensis* as revealed by gene genealogies. *Molec. Biol. Evol.* **23** (1): 65-73.

Neuhoff W. (1956) Die Milchlinge. Bad Heilbrunn.

Peck C.H. (1885) New species of *Lactarius*. *Annual Rep. New York State Mus.* **38**: 111-133.

Pringle A., Baker D.M., Platt J.L., Wares J.P., Latgé J.P. & Taylor J.W. (2005) Cryptic speciation in the cosmopolitan and clonal human pathogenic fungus *Aspergillus fumigatus*. *Evolution* **59** (9): 1886-1899.

Shimono Y., Hiroi M., Iwase K. & Takamatsu S. (2007) Molecular phylogeny of *Lactarius volemus* and its allies inferred from the nucleotide sequences of nuclear large subunit rDNA. *Mycoscience* **48**: 152-159.

Steenkamp E.T., Wingfield B.D., Desjardins A.E., Marasas W.F.O. & Wingfield M.J. (2002) Cryptic speciation in *Fusarium subglutinans*. *Mycologia* **94** (6): 1032-1043.

Stubbe D., Nuytinck J. & Verbeken A. (2010) Critical assessment of the *Lactarius gerardii* species complex (Russulales). *Fungal Biol.* **114**: 271-283.

Taylor J.W., Jacobson D.J., Kroken S., Kasuga T., Geiser D.M., Hibbett D.S. & Fisher M.C. (2000) Phylogenetic species recognition and species concepts in fungi. *Fungal Genet. Biol.* **31**: 31-32.

Van de Putte K., Nuytinck J., Stubbe D., Le H.T. & Verbeken A. (2010) *Lactarius volemus* sensu lato (Russulales) from northern Thailand: morphological and phylogenetic species concepts explored. *Fungal Diversity* **45**: 99-130.

Verbruggen H., De Clerck O., Kooistra W.H.C.F. & Coppejans E. (2005) Molecular and morphometric data pinpoint species boundaries in *Halimeda* section *Rhipsalis* (Bryopsidales, Chlorophyta). *J. Phycol.* **41** (3): 606-621.

Wang X.H. (2007) Type studies of *Lactarius* species published from China. *Mycologia* **99** (2): 253-268.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 162-168 (2013)

Not every milkcap is a *Lactarius*

Annemieke Verbeken[1]* & Jorinde Nuytinck[2]

[1] Ghent University, Department of Biology, Research Group Mycology, K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Ghent, Belgium
[2] Naturalis Biodiversity Center, Section National Herbarium of the Netherlands, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands
* Corresponding author: Mieke.Verbeken@ugent.be

Abstract. – New insights, based on molecular analyses in the Russulaceae, learn us that the traditional two giant agaricoid genera *Russula* and *Lactarius* have to be considered in a new generic landscape. *Multifurca* Buyck & Hofstetter was already proposed as a new genus, grouping some former *Russula*- and *Lactarius*-species. Moreover, it has become clear that the remaining bulk of milkcaps actually consists of two disparate groups which both should be treated at the generic level. Since the proposal to conserve *Lactarius* with a conserved type has been accepted, most of the milkcaps will remain in *Lactarius* and 20 to 25% of them only will be recombined in *Lactifluus*. *Lactarius* was a well recognizable and large genus (with world-wide more than 600 accepted species, but the real number estimated to be at least 800 species). Within this traditional concept, many well recognizable subgroups, often considered as subgenera, are delimited. Most have a world-wide distribution (*L.* subg. *Piperites*, *L.* subg. *Plinthogali*), but some show a distinct geographical pattern (*L.* subg. *Lactariopsis*, *L.* subg. *Lactifluus*) or are even limited to one continent (*L.* subg. *Edules* in tropical Africa). Not all of the traditional subgenera appear to be supported by the molecular analyses. Other subgroups show to be new and well-supported subgenera (*L.* subg. *Edules* and *L.* subg. *Gerardii*). In this presentation an overview of the new genera of milkcaps and their respective subgenera is given, thus proposing a new and worldwide classification for the milkcaps. Though the majority of the species is agaricoid, it is clear that the evolution from gymnocarp to angiocarp fruiting bodies occurred several times within this group and that pleurotoid taxa are also included. Their position within the subgenera will be explained.

Résumé. – Tous les lactaires ne sont pas des *Lactarius*. De nouveaux éclairages, basés sur des analyses moléculaires dans les Russulaceae, nous apprennent que l'on doit considérer les deux genres géants et agaricoïdes traditionnels, *Russula* et *Lactarius*, dans un nouveau paysage générique. *Multifurca* Buyck & Hofstetter a déjà été proposé comme nouveau genre, pour rassembler quelques espèces classées jusque là dans les genres *Russula* et *Lactarius*. De plus, il est devenu clair que les lactaires restants sont en réalité constitués de deux groupes disparates qui devraient constituer deux genres distincts. Comme la proposition de conserver *Lactarius* avec un type conservé a été acceptée, la plupart des lactaires resteront dans le genre *Lactarius* et 20 à 25% d'entre eux seulement seront recombinés dans le genre *Lactifluus*.
Lactarius était un genre vaste et bien reconnaissable (avec plus de 600 espèces acceptées dans le monde, mais un nombre estimé d'espèces d'au moins 800). Au sein de ce concept traditionnel, beaucoup de sous-groupes, bien reconnaissables et souvent considérés comme des sous-genres, ont été delimités. La plupart ont une distribution mondiale (*L.* subg. *Piperites*, *L.* subg. *Plinthogali*)

mais quelques-uns montrent une répartition géographique particulière (*L.* subg. *Lactariopsis*, *L.* subg. *Lactifluus*) ou sont même cantonnés à un seul continent (*L.* subg. *Edules* in tropical Africa). Les analyses moléculaires ne confirment pas tous les sous-genres traditionnels. D'autres sous-groupes sont apparus comme des sous-genres nouveaux et bien confirmés par le moléculaire (*L.* subg. *Edules* and *L.* subg. *Gerardii*). Dans cet article, un aperçu des nouveaux genres de lactaires et de leurs sous-genres respectifs est donné, proposant donc une nouvelle classification pour les lactaires du monde. Bien que la majorité des espèces soient agaricoïdes, il est clair que l'évolution de la fructification de la gymnocarpie à l'angiocarpie s'est produite plusieurs fois dans ce groupe et que des taxa pleurotoïdes sont également inclus. Leur position au sein des sous-genres sera expliquée.

Key words. – *Lactarius*, *Lactifluus*, taxonomy, nomenclature.

INTRODUCTION

It is becoming a familiar fact that the insights gained in the current explosive molecular era are influencing and even turning upside down our traditional views on Basidiomycota. But in general, taxonomic implications are only put through with care and after a thorough search for morphological or ecological evidence and confirmation.

As for the Russulales, it is long accepted that the large agaricoid genera *Russula* Pers. and *Lactarius* Pers. are very different from other agaricoid mushrooms and form their own order. This was mainly based on the character of sphaerocytes present in the trama and the subsequent brittle context of the mushrooms. Their separate position was a confirmation of the fact that too much weight was traditionally given to the shape of the basidiocarps and the hymenophore.

In this light, it was also not so surprising that sequestrate or angiocarp representatives of the milking genera *Arcangeliella* Cavara and *Zelleromyces* Singer & A.H. Sm. and the non-milking *Cystangium* Singer & A.H. Sm., *Martellia* Mattir. and *Macowanites* Kalchbr. turn out to be included in the large and mainly agaricoid *Lactarius* and *Russula* respectively, though it has taken several years before this actually got taxonomically implemented and the gasteroid genera disappeared in synonymy (Eberhardt & Verbeken 2004, Nuytinck et al. 2004, Desjardin 2003).

The inclusion of hydnoid and corticioid genera in the Russulales did not come as a complete surprise since Donk (1971) and Oberwinkler (1977) already suggested links between taxa such as *Gloeocystidiellum* Donk, *Boidinia* Stalpers & Hjortstam, *Gloiothele* Bres. on one hand and typical Russulaceae on the other hand. Molecular data show a strong support for a russuloid clade with agaricoid, corticioid, resupinate, discoid, effused-reflexed, clavarioid, pileate and gasteroid taxa with smooth, poroid, hydnoid, lamellate or labyrinthoid hymenophores. To a certain extent, there is morphological support for this Russulales clade in the amyloid spores and the presence of gloeocystidia or a gloeoplerous hyphal system (Larsson & Larsson 2003, Miller et al. 2006).

But even in an era where we discover that widely accepted and long-known fungal genera and families are artificial, the idea of changing the concept of the two large agaricoid genera in this russuloid clade, is a larger shock to many mycologists than other changes in the Russulales have been.

THE WELL-RECOGNIZABLE GENUS *LACTARIUS*

Lactarius (raised by Persoon in 1797) and *Russula* (raised by Persoon one year earlier), are well-known agaricoid genera, that every mycologist and amateur-mycologist recognizes from the very beginning, in temperate regions at least.

Lactarius or milkcaps have the exuding latex becoming visible when fruiting bod-

ies are bruised or broken and are furthermore macroscopically distinguished from *Russula* by the so-called less bright colors, or at least less contrast between a pale stipe and brightly colored cap as often observed in *Russula*. But apart from this milk, it would not be so easy to recognize *Lactarius* as one group because the milkcaps show a giant variation when it comes to pileipellis structures (reflected in the macromorphological aspects: dry and velvety, smooth or scaly, viscid to extremely glutinous, hairy or not, zonate or not, ...), basidiocarp size (more than 30 cm diam. in some species, not even one cm in others), pigmentation...

The milk versus no-milk feature was often used as the distinction between *Lactarius* and the even larger genus *Russula*. It works fine in temperate regions, but is more problematic when one considers tropical representatives where the milk can be really scarce or lacking in some *Lactarius* species. The most reliable feature to distinguish between these genera is the presence versus absence of pseudocystidia, extremities of the lactifers that proceed in the hymenium (Buyck 1995, Verbeken 1997).

Milkcaps form ectomycorrhiza with many different trees, conifers as well as Angiosperms, some of the most important trees belonging to Salicaceae, Betulaceae, Fagaceae and gymnosperms in the temperate and cold regions, *Cistus* (Cistaceae) and *Pinus* in the Mediterranean region, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Myrtaceae in tropical and subtropical regions. Some species have a very broad host range; others are very host-specific. Due to these ectomycorrhizal associations with many wide-spread genera of trees, *Lactarius* is one of the dominant agaric genera in many ecosystems, from the boreal forests (Geml et al. 2009) to the temperate ones (Heilmann-Clausen et al. 1998, Basso 1999), but also in the subtropical woodlands of Africa (Verbeken & Buyck 2002, Riviere et al. 2007, Verbeken & Walleyn 2010, Tedersoo et al. 2010) and the extensive Dipterocarp forests in South-East Asia (Watling et al. 2002, Stubbe et al. 2007, 2008).

More than 500 species of milkcaps are actually known world-wide but we estimate the real number to be at least 650. In tropical Africa, all species are endemic. In other regions, such as North America versus Europe, many names are used in both continents, but so far no real conspecificity could be confirmed molecularly, except for collections of *L. controversus* (Nuytinck et al., in these proceedings) but this might be an introduction by humans.

MULTIFURCA

Multigene-based phylogenies of this group show that *Lactarius* and *Russula* are not two nicely defined and separate clades (Buyck et al. 2008). *Russula* appears to be monophyletic only if a small group of species is left out. This small group of species forms a clade where *Lactarius* and *Russula* are mixed. This clade was recently described as the new genus *Multifurca* Buyck & V. Hofstetter. Representatives are characterized by the furcations in the lamellae, dark yellowish lamellae and spore-prints, a strong zonation of the pileus and context and they do or do not have latex. The former *Russula* subsect. *Ochricompactae* Bills & O.K. Mill., but also the Asian *Russula zonaria* Buyck & Desjardin and the Mexican *Lactarius furcatus* Coker are included here.

TWO CLADES OF MILKCAPS

Lactarius falls apart in two clades, one larger clade and one smaller clade, and splitting the genus seems a better solution than lumping everything in a giant genus *Russula*.

Many synonyms are available to name and rename these milkcap-clades. The original type of *Lactarius* was *Lactarius piperatus* (L.: Fr.) Pers. Unfortunately *L. piperatus* fell in the distinctly smaller clade, which means that 20 to 25% of milkcaps stayed in *Lactarius* (in temperate regions only 10% !!) and 75 to 80% had to be recombined in *Lactariella* J. Schröt., which would have been the oldest available name for the larger clade since the former (and more used) synonyms *Lactiflus* (Pers.) Roussel and *Galorrheus* (Fr.: Fr.) Fr. are both typified by this same lectotype *L. piperatus*!

A proposal to conserve *Lactarius* with a conserved type was submitted for the International Committee of Nomenclature (Buyck et al. 2010) and arguments were given to indicate *L. torminosus* (Schaeff.: Fr.) Pers. as the type of *Lactarius*.

Since this proposal has been accepted (see *Taxon* **60** (1): 225 and **60** (4): 1212-1213), 75 to 80% of milkcaps remain in *Lactarius* and 20 to 25% have to be recombined in *Lactifluus* and thus significantly fewer nomenclatural changes will have to be conducted. An extra advantage is that, in the temperate regions, not even 10% of the milkcaps have to change name since the majority of this smaller clade are species which only occur in tropical Africa (about 65% of the names there will have to be recombined). Furthermore *Lactifluus* has been in more current use than e.g. *Lactariella*, and thus combinations have already been made (e.g. *Lactifluus volemus* (Fr.: Fr.) Kuntze, *Lactifluus piperatus* (L.: Fr.) Kuntze, *Lactifluus vellereus* (Fr.: Fr.) Kuntze, *Lactifluus pergamenus* (Sw.: Fr.) Kuntze). For our region, it means that only for *Lactarius glaucescens* Crossl., *Lactarius luteolus* Peck and *Lactarius oedematopus* (Scop.) Fr. a new combination has to be proposed.

The large clade: the proposed genus *Lactarius* sensu novo

This clade consists of three large subgenera with their main distribution in the temperate zone: *L.* subgenus *Piperites* (Fr. ex J. Kickx f.) Kauffman, *L.* subgenus *Russularia* (Fr. ex Burl.) Kauffman and *L.* subgenus *Plinthogalus* (Burl.) Hesler & A.H. Sm.

The known angiocarpic representatives (from North America, Europe, tropical Africa, South-East Asia and Australia) all belong to this group and occur in the three subgenera.

Lactarius subg. *Piperites* is recognized by an ixocutis as pileipellis structure and thus typically has slimy to viscid or shiny caps, with or without a hairy margin, although species with a drier cap also occur. The caps are often zonate and, as in the new genus *Multifurca*, we see that the zonation can also be present in the trama of the pileus. Serobicules, on the cap or on the pileus, are often present. Latex color is variable in this subgenus but an important feature to recognize species or higher taxa: orange to reddish or wine-colored in the *L.* sect. *Deliciosi* (Fr.: Fr.) Redeuilh (though *L. porninsis* Rolland has white milk, see Nuytinck & Verbeken 2007), changing lilac in *L.* sect. *Uvidi* (Konrad) Bon and *L.* sect. *Aspidei* (Burl.) Hesler & A.H. Sm., changing immediately yellow in *L.* subsect. *Scrobiculati* Hesler & A.H. Sm. and white but drying greyish to greenish in many species. It is a dominant subgenus in temperate regions, but only represented by three species in tropical Africa (Verbeken & Walleyn, 2010).

Lactarius subgenus *Russularia* (Fr. ex Burl.) Kauffman is recognized by mainly orange to brick-red or brownish pigments, a dry to somewhat greasy cap (trichoderm or trichopalisade-like structures, often also with globose elements in it). The milk is usually white and unchanging, though changing yellow in some species, but not as variable and indicative as in the previous group. Just like *L.* subg. *Piperites*, this is a dominant subgenus in temperate regions but also well-represented in South-East Asia, and up to now completely absent in tropical Africa. There is no molecular support for the formerly recognized *L.* subgenus *Colorati* (Bataille) Bon. Its representatives are divided over *L.* subg. *Piperites* (e.g. *L. glyciosmus* (Fr.: Fr.) Fr.) and *L.* subg. *Russularia* (e.g. *L. helvus* (Fr.: Fr.) Fr.).

The smaller *L.* subgenus *Plinthogalus* (Burl.) Hesler & A.H. Sm. is well recognized by the dry, velvety and dull-colored caps (grey, brown, cream) with a palisade-like structure as pileipellis. The spores are among the most highly ornamented in the genus (often winged!) and the milk is turning pinkish in many European representatives and also stains the context as such, but shows more variation in North America (with lilac staining species too). Our discovery of many tropical taxa in this group strongly extends the limits of color changes in *L.* subg. *Plinthogalus*: from watery transparent to blood red and then black in tropical Africa (Pegler 1969, Verbeken 1996, Verbeken & Walleyn 2010), yellow, greenish or even deep indigo blue in Malaysia (Stubbe et al. 2007).

The smaller clade: the proposed genus *Lactifluus*

The clade is consisting of the following groups (names are provisional and refer to rankings in the traditional genus *Lactarius*): *Lactarius* subg. *Lactiflui* (Burl.) Hesler & A.H. Sm., *L.* subg. *Lactarius*, *L.* subg. *Lactariopsis* (Henn.) R. Heim, *L.* subg. *Gerardii* (A.H. Sm. & Hesler) Stubbe, *L.* sect. *Edules* Verbeken and *L.* subg. *Russulopsis* Verbeken.

All known pleurotoid representatives, from South-America, Asia and Tasmania, belong to this clade (*L. panuoides* Singer, *L. uyedae* Singer, *L. brunellus* S.L. Mill., Aime & T.W. Henkel, *L. multiceps* S.L. Mill., Aime & T.W. Henkel, *L. genevievae* Stubbe & Verbeken).

The best known representative in *L.* subg. *Lactiflui* is *L. volemus* (Fr.: Fr.) Fr., a species originally described from Europe, but its name since then has been used in many other continents. Recent research (Van de Putte et al. 2010) shows that this is a complex of species, containing cryptic as well as pseudocryptic species. The subgenus is recognized by a palisade-structure in the pileipellis with or without typical thick-walled elements. Pleurocystidia, if present, are lamprocystidia and the spores are either reticulate and slightly winged or ornamented with more or less isolated warts. In tropical Africa, the diversity of this subgenus is extremely high. The variation in the group is large; this is also reflected in the spore ornamentation and in the color changes of latex and context. A brown color change is typical in the subgenus, but also reddish and even black changes occur. So far, 5 sections are recognized in this subgenus in tropical Africa, all together with 26 species (on a total of 97 species known for the continent, Verbeken & Walleyn 2010, Van de Putte et al. 2009).

Lactarius subg. *Lactariopsis* also has its main distribution in tropical Africa, but has some well-known temperate representatives such as *L. vellereus* (Fr.: Fr.) Fr. and *L. bertillonii* (Neuhoff ex Z. Schaef.) Bon. The pileipellis structure usually has hair-shaped, thick-walled elements in a palisade or trichopalisade, although quite some variation is observed. Typical for this group are the often extremely large and emergent pseudocystidia and, in tropical regions, the presence of a well-developed velum (Singer 1942, Verbeken 1998, Verbeken & Walleyn 2010). The temperate *L. bertillonii* and *L. vellereus* form a rather isolated clade in this group and the closest relatives of the African species are recorded in Papua New-Guinea and Thailand (Verbeken & Horak 1999, Le et al. 2007).

Lactarius subg. *Lactarius* is a small group with *L. piperatus* as the best know species. As *L. volemus*, *L. piperatus* is a name originally given to a European species but applied in many other continents. We assume that this is also a complex group of different species and are now researching *L. piperatus* and its allies. The group has a rather isolated position in the genus and also some particular characters: white and rather large fruiting bodies with extremely acrid context and/or latex, latex white and unchanging or drying green or yellow, pileipellis a layer of rounded cells with few pericline hyphae on top. The group occurs in North America, Europe and Asia.

Lactarius subg. *Gerardii* has recently been proposed by Stubbe et al. (2010) for a group of milkcaps that has traditionally been included in *L.* subg. *Plinthogalus* because they share the dull blackish, brownish and greyish colors, the velutinous aspect of the pileus, the lack of macrocystidia in the hymenium and a reticulate spore ornamentation. However, in *L.* subg. *Plinthogalus* spore print colors are never pure white but vary from cream to buff, while they are pure white in *L. gerardii* Peck and its allies. In *L.* subg. *Gerardii* the subpellis of the pileipellis is a distinct layer of globose cells, while it is rather composed of strongly inflated hyphal elements in *L.* subg. *Plinthogalus*.

Both *L.* sect. *Edules* (which has to be recombined at subgeneric level) and *L.* subg. Russulopsis are only known from tropical Africa, where they form well-defined and well-represented groups (for separating characters see Verbeken & Walleyn 2010).

CONCLUSIONS

Rather than lumping all former *Lactarius* and *Russula* species in one giant genus *Russula*, it is preferable to accept, besides *Russula* and *Multifurca*, at least two new genera of milkcaps. Since our proposal to conserve *Lactarius* with a conserved type has been approved, the resulting genera will be *Lactarius* (with type species *L. torminosus*) and *Lactifluus* (with type species *L. piperatus*). It is hard to find synapomorphies for the two new clades, although some morphological generalities can be formulated:

- Thick-walled elements in the pileipellis and stipitipellis, as well as lamprocystidia, are general in the genus *Lactifluus* and very rarely observed in the genus *Lactarius*.
- A hymenophoral trama composed of sphaerocytes (as in the genus *Russula*) is common in the genus *Lactifluus* but hardly observed in *Lactarius*.
- Pleurotoid species are so far only known in the genus *Lactifluus*.
- Angiocarpic species are so far only known in the genus *Lactarius* and originated at least three times in this group, spread over three subgenera (*Piperites*, *Russularia*, *Plinthogalus*).

While the genus *Lactarius* sensu novo has its main distribution in the Northern hemisphere, the genus *Lactifluus* occurs mainly in the Southern hemisphere with a few very different representatives in the Northern part.

Genetically the two genera are very different: *Lactarius* is a large genus with a relatively low genetic diversity. We see many taxa where the morphological variation is high, but is not confirmed molecularly. While with the genus *Lactifluus*, we have a smaller group but with very high genetic diversity and subgroups in very different and distant clades, which even suggest that the genus will be falling apart in different genera once more taxa are involved in the analyses. Typical for this group are the species complexes such as *L. volemus* where the molecular variation is much higher than the morphological variation. It appears that in this paraphyletic group of milkcaps, all recognized by this striking character of exuding latex, we have two groups with a completely different phylogeographic history and different evolutionary rate.

REFERENCES

Basso M.T. (1999) *Lactarius* Persoon. *Fungi Europaei* **7**. Mykoflora, Alassio, 845 p.

Buyck B. (1995) A global and integrated approach on the taxonomy of Russulales. *Russulales News* **3**: 3-17.

Buyck B., Hofstetter V., Eberhardt U., Verbeken A. & Kauff F. (2008) Walking the thin line between *Russula* and *Lactarius*: the dilemma of *Russula* sect. *Ochricompactae*. *Fungal Diversity* **28**: 15-40.

Buyck B., Hofstetter V., Verbeken A. & Walleyn R. (2010) Proposal to conserve *Lactarius* nom. cons. (Basidiomycota) with a conserved type. *Taxon* **59** (1): 295-296. [also published in *Mycotaxon* **111**: 504-508]

Desjardin D.E. (2003) A unique ballistosporic hypogeous sequestrate *Lactarius* from California. *Mycologia* **95** (1): 148-155.

Donk M.A. (1971) Progress in the study of the classification of the higher Basidiomycetes. In: Petersen R.H. (ed.), Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville, pp. 3–25.

Eberhardt U. & Verbeken A. (2004) Sequestrate *Lactarius* species from tropical Africa: *L. angiocarpus* sp. nov. and *L. dolichocaulis* comb. nov. *Mycol. Res.* **108**: 1042-1052.

Geml J., Laursen G.A., Timling I., McFarland J.M., Booth M.G., Lennon N., Nusbaum C. & Taylor D.L. (2009) Molecular phylogenetic diversity assessment of arctic and boreal ectomycorrhizal *Lactarius* Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molec. Ecol.* **18** (10): 2213-2227.

Heilmann-Clausen J., Verbeken A. & Vesterholt J. (1998) The genus *Lactarius*. *Fungi of Northern Europe* **2**: 287 p.

Larsson L. & Larsson K.-H. (2003) Phylogenetic relationships of russuloid basidiomycetes with emphasis on aphyllophoralean taxa. *Mycologia* **95**: 1037-1065.

Le H.T., Verbeken A., Nuytinck J., Lumyong S. & Desjardin D. (2007) *Lactarius* in Northern Thailand, 3 – *Lactarius* subgenus *Lactariopsis*. *Mycotaxon* **102**: 281-291.

Miller S.L., Larsson E., Larsson K.H., Verbeken A.

& Nuytinck J. (2006) Perspectives in the new Russulales. *Mycologia* **98**: 960-970.

Nuytinck J. & Verbeken A. (2007) Species delimitation and phylogenetic relationships in *Lactarius* section *Deliciosi* in Europe. *Mycol. Res.* **111** (11): 1285-1297.

Nuytinck J., Verbeken A., Delarue S. & Walleyn R. ("2003", publ. 2004) Systematics of European sequestrate lactarioid Russulaceae with spiny spore ornamentation. *Belg. J. Bot.* **136** (2): 145-153.

Oberwinkler F. (1977) Das neue System der Basidiomyceten. In: Frey W., Hurka H., Oberwinkler F. (eds), Beiträge zur Biologie der neideren Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York: pp. 59–104.

Pegler D.N. (1969) Studies on African Agaricales, II. *Kew Bull.* **23**: 219-249.

Riviere T., Diedhiou A.G., Diabate M., Senthilarasu G., Natarajan K., Verbeken A., Buyck B., Dreyfus B., Bena G. & Ba A.M. (2007) Genetic diversity of ectomycorrhizal Basidiomycetes from African and Indian tropical rain forests. *Mycorrhiza* **17**: 415-428.

Singer R. (1942) Das System der Agaricales. II. *Annls mycol.* **40**: 1-132.

Stubbe D., Nuytinck J. & Verbeken A. (2008) *Lactarius* subgenus *Plinthogali* of Malaysia. *Fungal Diversity* **32**: 125-156.

Stubbe D., Nuytinck J. & Verbeken A. (2010) Critical assessment of the *Lactarius gerardii* species complex (Russulales). *Fungal Biol.* **114**: 271-283.

Stubbe D., Verbeken A. & Watling R. (2007) Blue-staining species of *Lactarius* subgenus *Plinthogali* of Malaysia. *Belgian J. Bot.* **140** (2): 197-212.

Tedersoo L., Nilsson R.H., Abarenkov K., Jairus T., Sadam A., Saar I., Bahram M., Bechem E., Chuyong G. & Koljalg U. (2010) 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases. *New Phytol.* **188**: 291-301.

Van de Putte K., De Kesel A., Nuytinck J. & Verbeken A. (2009) A new *Lactarius* species from Togo with an isolated position. *Cryptog., Mycol.* **30** (1): 1-6.

Van de Putte K., Nuytinck J., Stubbe D., Le H.T & Verbeken A. (2010) *Lactarius volemus* sensu lato (Russulales) from northern Thailand: morphological and phylogenetic species concepts explored. *Fungal Diversity* **45**: 99-130.

Verbeken A. (1996) Studies in tropical African *Lactarius* species. 3. *Lactarius melanogalus* and related species. *Persoonia* **16**: 209-223.

Verbeken A. (1997) Biodiversity of the genus *Lactarius* Pers. in tropical Africa. Part 1, text, 342 p. Part 2, plates and maps, 296 & 29 p. PhD thesis, Ghent University.

Verbeken A. (1998) Studies in tropical African *Lactarius* species, 6 – A synopsis of the subgenus *Lactariopsis* (Henn.) R. Heim emend. *Mycotaxon* **66**: 378-418.

Verbeken A. & Buyck B. (2002) Diversity and ecology of tropical ectomycorrhizal fungi in Africa. In: Watling R., Frankland J.C., Ainsworth A.M., Isaac S. & Robinson C. (eds) Tropical Mycology, vol. 1 – Macromycetes: pp. 11-24.

Verbeken A. & Horak E. (1999) *Lactarius* (Basidiomycota) in Papua New Guinea. 1. Species of tropical lowlands habitats. *Austral. Syst. Bot.* **12**: 767-779.

Verbeken A. & Walleyn R. (2010) *Lactarius*. *Fungus Flora of Tropical Africa* **1**: 271 p. National Botanic Garden of Belgium, Meise.

Watling R., Lee S.S. & Turnbull E. (2002) The occurrence and distribution of putative ectomycorrhizal Basidiomycetes in a regenerating South-East Asian rainforest. In: Watling R., Frankland J.C., Ainsworth A.M., Isaac S. & Robinson C. (eds) Tropical Mycology, vol. 1 – Macromycetes: pp 25–44.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 169 (2013)

Global phylogeny of *Lactarius gerardii* and allied species

Dirk Stubbe[1]*, Jorinde Nuytinck[2] & Annemieke Verbeken[1]

[1] Ghent University, Department of Biology, Research Group Mycology, K.L. Ledeganckstraat 35, B-9000 Ghent, Belgium

Naturalis Biodiversity Center, Section National Herbarium of the Netherlands, P.O. Box 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands

* Corresponding author: dirk.stubbe@ugent.be

Abstract. – *Lactarius gerardii* has the reputation of being an easily recognizable milkcap because of its velutinous and brown pileus and stipe, distant, white lamellae, unchanging latex and context, and reticulate spore ornamentation. It is originally described from North America but the species has later been reported from all-over Asia. However, preliminary phylogenetic analyses using Thai and North American specimens contradicted this supposed intercontinental conspecificty and even indicated the existence of multiple Asian and American species. Therefore we wanted to determine (1) whether some of these species have already been described under a different name and (2) if more of these 'look-alike' species exist in other localities. In order to do so, sampling range was broadened to a global scale, also including species exhibiting morphological affinities with *L. gerardii*. Furthermore, the molecular phylogeny based on ITS, LSU and *rpb2*, was extended with a detailed morphological research. The phylogeny reveals at least 30 related species of which 18 are morphologically identifiable and 9 have already been described. *Lactarius gerardii* appears not at all affiliated with *L.* subg. *Plinthogalus* and this can be substantiated morphologically. Because they form such a nicely delimited group, they are now accommodated in a subgenus of their own, *L.* subg. *Gerardii*, which has the species of the *L. volemus* group as its sister clade. Remarkable is the inclusion of the white, pleurotoid species *L. uyedae*, but its position is supported by its microscopic features. The currently known distribution of *L.* subg. *Gerardii* covers Central America, eastern North America, eastern Asia, Southern China, the Himalayan region, Sri Lanka, South-east Asia and the Australian region. No related species is known from South America, Europe or Africa. Intercontinental conspecificity is absent but multiple intercontinental sister relationships exist.

Résumé. – **Phylogénie globale de *L. gerardii* et espèces connexes.** *L. gerardii* est bien reconnaissable : chapeau et stipe bruns et veloutés, lames blanches et espacées, lait et chair immuables, spores réticulées. Décrit d'Amérique du Nord, il a été signalé dans toute l'Asie. Des analyses phylogénétiques ont contredit la supposée conspécificité intercontinentale et révélé l'existence de multiples espèces asiatiques et américaines. Nous avons dès lors voulu déterminer (1) si certaines de ces espèces étaient déjà décrites et (2) si d'autres « sosies » existaient ailleurs. L'échantillonnage a été étendu à l'échelle mondiale, incluant des espèces affines morphologiquement à *L. gerardii* et la phylogénie moléculaire a été complétée par l'étude de la morphologie. La phylogénie révèle au moins 30 espèces, dont 18 sont identifiables morphologiquement et 9 sont déjà décrites. Il apparaît que *L. gerardii* n'appartient pas à *L.* subg. *Plinthogalus*, ce qui est confirmé par la morphologie. Formant un groupe très bien délimité, ces taxons sont à présent classés dans un sous-genre propre, *L.* subg. *Gerardii*, avec le groupe de *L. volemus* comme clade soeur. L'inclusion de l'espèce blanche pleurotoïde *L. uyedae* est supportée par les caractères microscopiques. La répartition de *L.* subg. *Gerardii* couvre l'Amérique centrale, l'est de l'Amérique du Nord, l'est de l'Asie, le sud de la Chine, la région de l'Himalaya, le Sri Lanka, le sud-est asiatique et la région de l'Australie, mais pas l'Amérique du Sud, l'Europe ni l'Afrique. La conspécificité intercontinentale est absente mais de multiples relations soeurs intercontinentales existent. [Traduit par l'éditeur]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 170 (2013)

Vers une nouvelle classification infragénérique des russules

Bart Buyck[1] & Valérie Hofstetter[2]

[1] Museum national d'histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris, France
buyck@mnhn.fr

[2] Agroscope Changins-Wädenswil, Case postale 1012, CH-1260 Nyon 1, Suisse
valerie.hofstetter@acw.admin.ch

Résumé. – Après une brève introduction, qui dessine les grandes lignes de la classification infragénérique du genre *Russula* (des premières descriptions d'espèces par Persoon à la monographie des Russules européennes de Sarnari), les auteurs discutent l'impact plus récent des découvertes exotiques, ainsi que la contribution encore très limitée des quelques rares publications moléculaires sur le sujet, avant de présenter leur nouvelle phylogénie du genre *Russula* au niveau mondial, basée sur 5 gènes et 134 taxons. Les principaux caractères de ce nouveau découpage en 5 sous-genres sont présentés et illustrés.

Abstract. – Towards a new infrageneric classification of russulas. After a brief introduction, which draws the outline of the infra-generic classification of the genus *Russula* (from the first species descriptions by Persoon to Sarnari's monograph of the European Russulas), the authors discuss the more recent impact of the exotic discoveries as well as the still very restricted contribution of some rare molecular studies published on the subject, before to present their new phylogeny of the genus *Russula* at the global scale, based on 5 genes and 134 taxa. The main characters of this new division in 5 sub-genera are presented and illustrated. [Translated by the editor]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 171-173 (2013)

Les réactifs sulfoaldéhydiques (SAL) et leur utilisation pour l'étude des Russulales

Marcel Lecomte

117 rue Basse-Chaussée, B-5022 Cognelée (Namur), Belgique
mlecomte@skynet.be

Introduction

La combinaison d'un acide fort (acide sulfurique à 50 ou 80 %) avec un aldéhyde donne un mélange « réactif » dont le principe est toujours le même : il se combine avec les corps huileux présents dans les laticifères et les cystides de certaines Russulales et de *Lentinellus*, qui apparaissent alors dans une couleur variant du violet au noir, en passant par le brun et le gris.

Certaines réactions colorées sont caractéristiques sur la chair et la cuticule de nombre d'espèces. Lorsque, suite à l'application du réactif, une réaction colorée se produit, on dit que celle-ci est positive ; elle est dite négative lorsqu'aucun changement de couleur n'est observable (en abrégé, par exemple, SF+, SV-, etc.).

Le sulfoformol (SF) colore en brun sombre le contenu des cystides et laticifères.

La sulfovanilline (SV) colore en bleu noir ou en gris le contenu des cystides (fig. 1) et laticifères ; et en bleu mauve foncé les caulocystides.

Le sulfobenzaldéhyde (SBA) : excellente qualité de réaction (fig. 2).

Le sulfopipéronal (SP) est à peine meilleur que le précédent (le noircissement des cystides de russules paraît plus prononcé) mais il est très difficile à trouver (distribution interdite au public) (fig. 3).

Le réactif sulfoanisique (SA) est peu utilisé pour l'étude des russules.

La différence entre ces réactifs est une différence de sensibilité

Extrait d'un échange de courrier avec Pierre-Arthur Moreau (Maître de conférences à la Faculté de Pharmacie de Lille) :

« Les réactions au sulfopipéronal sont les plus visibles ; elles sont encore bien visibles dans le SBA ; elles sont plus faibles et parfois douteuses dans la sulfovanilline. Pour les russules, on utilise généralement le SBA, qu'on se procure facilement (il est quasi impossible d'acheter du pipéronal, qui est une substance maintenant interdite à la vente).

Le principe : mélanger avec un agitateur, sur la lame de verre, 1 goutte d'acide sulfurique et 1 goutte de benzaldéhyde (ou dissoudre quelques cristaux de vanilline dans 1 goutte d'acide sulfurique). Placer la coupe (scalp, le plus fin possible, ou lamelle pour les cystides hyméniales) directement dans ce mélange et observer après 1 minute.

Il existe du sulfobenzaldéhyde « prêt à l'emploi », mais c'est un mélange instable qui

Figure 1 – Cuticule de russule, avec réaction SV+.

Figure 2 – Cuticule de *Russula luteotacta*, avec réaction SBA+.

Figure 3 – Laticifères de *Lactarius quieticolor*, avec réaction SP+.

s'altère très vite. Il vaut mieux le préparer selon les besoins.

Les laticifères de la chair des lactaires sont quasi toujours SA+ (à notre connaissance). On peut expérimenter en faisant une coupe à l'intérieur de la chair. Mais sur les surfaces, c'est moins constant et souvent localisé à l'intérieur des cystides, ...s'il y en a...

Le sulfopipéronal est cité par Boidin et Marchand comme le plus sensible des réactifs sulfoaldéhydiques. Mais, pour autant que nous ayons pu le remarquer, le sulfobenzaldéhyde fournit exactement les mêmes informations (le noircissement des cystides de russules est plus prononcé avec le pipéronal !). »

La recherche des dermatocystides et leur réaction au sulfobenzaldéhyde

Modus operandi :

• Déposer sur la partie gauche d'une lame porte-objet une goutte d'acide sulfurique (H_2SO_4) dilué au maximum à 50 % ainsi qu'une goutte de benzaldéhyde et mélanger les deux. Après maintes expérimentations, nous sommes arrivés à la conclusion que la réaction est beaucoup plus vive et plus nette avec de l'acide sulfurique à 80 %.

• Réaliser un scalp assez épais à la lame de rasoir ; il nous apparaît plus facile de « peler » le champignon en enlevant une « épluchure » de 5 mm de large ; il en résulte un fragment de scalp qui va en s'amenuisant et l'extrémité est quasi prêt à l'emploi.

• Retourner le scalp sur une lame de verre et gratter délicatement toute la chair (manipulation délicate qui demande du soin) ; diviser le scalp obtenu en deux parties (la seconde partie sera utilisée pour la recherche des incrustations acido-résistantes).

• SURTOUT, ne pas oublier de retourner à nouveau le scalp pour le replacer à l'endroit ; déposer un des deux morceaux dans le SBA durant 10 à 30 secondes, selon la dilution de votre acide sulfurique.

• Placer une goutte d'eau au centre de la lame.

• Y faire glisser le scalp, placer la lamelle couvre-objet et observer : les dermatocystides apparaissent comme des « têtards » dont la couleur varie du gris bleu au noir (fig. 1 et 2). On dit alors qu'elles sont SBA+ (ou SV+ dans la sulfovanilline, qui est moins sensible, ou plus généralement SA+).

Quelques remarques

• Cette méthode de grattage est une trouvaille de Christian DAGRON.

• Il faut savoir que les *Compactae* (*R. nigricans*), les *Delicinae* (*R. delica*) et les *Foetentinae* (*R. foetens*) ont des dermatocystides grêles, parfois difficiles à observer. De même, quelques ochrosporées douces (*R. romellii, R. curtipes, R. rubroalba*) peuvent paraître acystidiées en première observation.

• La réaction est toujours très nette sur le frais, mais parfois à peine sensible sur matériel sec. Autant que possible, observer ce caractère avant de mettre en herbier !

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 174-176 (2013)

Détermination de la couleur de la sporée de russules par photo numérique et traitement avec PAINT

Jerry Thorn

8a Millefeld, L-9776 Wilwerwiltz, Grand-Duché de Luxembourg
jthorn@pt.lu

Résumé. – L'auteur présente une technique permettant de caractériser la couleur de la sporée des russules en la comparant au code de Dagron, au moyen de l'ordinateur et du logiciel PAINT.

Abstract. – Determination of russulas spore print colour by digital photo and treatment with PAINT. The author proposes a technique aiming to characterize the colour of spore prints in the genus *Russula*, by comparing it with the Dagron code, with the help of the computer and the PAINT software.

Key words. – colour code, spore print, *Russula*

INTRODUCTION

Toute personne intéressée par le sujet sait que, chez les Russules, la couleur de la sporée constitue un élément essentiel et incontournable pour poser une détermination sérieuse. Toutefois, passer de la théorie à la pratique est moins simple quand il s'agit d'évaluer la couleur : cette évaluation peut varier fortement d'un observateur à l'autre. En effet, il faut comparer un élément variable (la sporée) à un référentiel (le code de couleurs) ; or, il apparaît très vite que la présentation de la sporée et le type d'éclairage utilisé risquent fortement de perturber l'observateur, qui en toute bonne foi fera une lecture erronée.

On pense très vite à une éventuelle utilisation de l'ordinateur, dont les ressources peuvent paraître illimitées. Cependant, trouver une solution universelle paraît relever de l'utopie, car on se heurte immédiatement à une difficulté majeure : le rendu des couleurs au départ d'une image type et unique varie avec chaque écran et une lecture correcte nécessiterait un calibrage strict et, surtout, semblable chez tous les utilisateurs. Nous osons affirmer que c'est impossible !

Pourtant, on ne peut se résigner à l'échec et ce sujet de réflexion est un défi pour l'imagination et réclame de nombreux essais. C'est ainsi qu'après nombre de nuits sans sommeil, j'ai eu une idée, assez simple finalement : **placer sur la même image, réalisée avec un appareil numérique, le référentiel** (pour moi, c'est le code de Christian Dagron, voir note en fin d'article) **et le sujet à évaluer (la sporée).**

Cela me laisse le sentiment que, quelles que soient par la suite les conditions d'observation ou de reproduction de l'image, le rapport des couleurs entre les différents constituants de

l'image restera toujours le même, et que j'arriverai à comparer valablement deux éléments stabilisés par la prise de vue. Si, en outre, je respecte toujours le même *modus operandi*, dans les mêmes conditions d'éclairage, il me paraît envisageable de constituer une collection de référence d'images.

MODE OPERATOIRE

Préparation des images

- Faire sporuler la russule étudiée.
- Déposer les spores en tas sur un petit morceau de papier blanc (type carte de visite, identique à chaque fois).
- Étaler ensuite en posant délicatement (à l'aide d'une pincette courbe) une lame couvre-objet sur l'amas des spores.
- Tapoter très légèrement le verre afin d'obtenir une surface homogène.
- Enlever soigneusement le couvre-lame et le récupérer pour réaliser ultérieurement la microscopie des spores collées sur le verre.
- Déposer la préparation de la sporée sur le code de couleur choisi (Romagnesi ou Dagron), près de la rangée où se trouve vraisemblablement la plage « idéale ».
- Capturer les images ; il est recommandé d'utiliser toujours le même appareil numérique et de travailler à l'extérieur (ciel couvert de préférence) ou à l'intérieur sous lampe (si possible, lampe à lumière du jour) ou flash.
- Transférer les images vers le PC.
- Effectuer directement, par précaution, une sauvegarde des images.
- Ouvrir le programme PAINT, qui est fourni gratuitement avec Windows.
- Pour conserver ensuite la sporée en collection, la monter sur une lame porte-objets sous ruban adhésif et la stocker bien à l'abri de la lumière.

Procédure de travail avec PAINT

PAINT m'offre tous les outils pouvant servir à une détermination de la couleur de la sporée en comparant la sporée avec mon code de couleur :

- Je peux ajouter, si besoin, tous commentaires utiles ultérieurement.
- Tout enregistrement intermédiaire des observations faites est réalisable en cours d'examen.
- La sauvegarde définitive des observations réalisées est accessible à tout moment.

On procédera de la façon suivante (voir fig. 1) :
- ouvrir la photo avec PAINT.
- clic sur PIPETTE [**a** dans la fig. 1].
- clic sur la SPOREE : la couleur est enregistrée.

Trois méthodes sont possibles :
- clic sur AEROGRAPHE [**b**] ; choisir l'intensité la plus dense et reporter sur les différentes plages du code. La nuance de différence de couleur entre sporée et code devient visible, ... jusqu'à quasi concordance et/ou
- clic sur BROSSE [**c**] en choisissant un trait plus au moins gros afin de faciliter l'interprétation et/ou
- clic sur SELECTION [**d**] permet de sélectionner une zone, de l'agrandir éventuellement (en tirant sur le coin) puis de la déplacer sur les plages du code, pour comparaison : quand on ne voit plus de différence entre la sporée et la plage du code, celle-ci est la bonne.

Indications complémentaires :
- A tout moment, pour **retourner en arrière et désélectionner** : Ctrl- Z.
- En cliquant sur « A » [**e**] on peut ajouter du **texte** et insérer des commentaires.
- Avec le menu « Affichage » [**f**] on peut accéder au **zoom** pour agrandir l'image de la sporée, avant de l'amener sur la plage qui lui convient le mieux. L'homogénéité de la sporée peut ainsi être garantie, par élimination des zones contenant des « impuretés », avant d'aspirer la couleur avec la pipette.
- La loupe [**g**] permet la même possibilité.

Attention !
- On ne peut travailler qu'avec une sporée unique, provenant de la récolte d'un seul exemplaire d'une espèce à analyser. Le mieux est de dater l'échantillon de sporée.
- Vous remarquez que dans la figure 1 l'amas de sporée sous ruban adhésif est plus pâle que

Figure 1 – Image apparaissant à l'écran de l'ordinateur lors du traitement avec PAINT.

les deux autres : la lame couvre-objet et la sporée en tas sont préférables, mais le ruban adhésif est pratique pour garder la sporée.

• Il est fort possible que la luminosité de la photo prise varie de haut en bas et de gauche à droite suite aux propriétés optiques (distance, côté de la lumière plus intense, angle de prise de vue, etc.) ; pour minimiser les erreurs, il est recommandé de placer dès le départ la sporée le plus près de la plage qui semble le mieux convenir.

Toute critique, observation personnelle, résultat de test ou autre suggestion aidera à l'amélioration du projet !

BIBLIOGRAPHIE

Le Code de couleurs de Christian Dagron, créé pour coder la couleur des spores de russules, n'a jamais été publié. Il a été réalisé de façon artisanale, en quelques exemplaires (moins d'une centaine), par Christian Dagron lui-même, qui le distribuait ou le vendait pour un prix très modique.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 177 (2013)

Utilisation du logiciel Piximètre pour les mesures au microscope

Alain Henriot

1 Allée des Lilas, F-35590 Acigne, France
alain-henriot*@* wanadoo.fr

Résumé. – Le logiciel Piximètre est un outil permettant d'effectuer facilement des mesures de longueur à partir d'images issues d'appareils photos numériques ou de Webcam branchés sur un microscope. Il dispose de nombreuses fonctionnalités graphiques. A partir des mesures réalisées, il fournit des résultats statistiques qui s'appliquent à la population entière des objets concernés (par exemple les spores d'un champignon). Piximètre fonctionne sous Windows et est mis gratuitement à la disposition des mycologues (voir http://ach.log.free.fr/Piximetre).

Abstract. Use of the software "Piximètre" for the measurement with the microscope. The software Piximètre is a tool to easily perform length measurements from images from digital cameras or webcam connected to a microscope. It has many graphic features. From the measurements, it provides statistical results that apply to the entire population of the concerned objects (for example the spores of a mushroom). Piximètre works under Windows and is put free of charge at the disposal of the mycologists (see http://ach.log.free.fr/Piximetre). [Translated by the editor]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 178 (2013)

BioloMICS, a software for the identification of russulas

Vincent Robert

Centraalbureau voor Schimmelcultures (CBS), 8 Uppsalalaan, 3584CT Utrecht, The Netherlands
v.robert@cbs.knaw.nl

Abstract – BioloMICS is a tool allowing specialized and scientific biological databases to be created to fit the specific needs of researchers working on any organisms (from viruses, bacteria, fungi, plants, insects to animals) by abroad base of users such as taxonomists, ecologists, human, animal or plant pathologists, molecular biologists, pharmacists, industrial researchers, etc. One can create own custom databases without any prior knowledge of either databasing or programming. A few years ago, a *Russula* database was created and is now freely available at www.cbs.knaw.nl russula. The database currently contains 608 records and a demonstration of the system has been provided during the Congress.

Résumé. BioloMICS, un logiciel pour l'identification des russules. BioloMICS est un outil permettant la création de bases de données spécialisées et scientifiques, pour rencontrer les besoins spécifiques des chercheurs travaillant sur tous les groupes d'organismes vivants (des virus aux bactéries, champignons, plantes, insectes ou animaux), et ce pour une large gamme d'utilisateurs comme les taxonomistes, écologistes, spécialistes en pathologie humaine, animale ou végétale, biologistes moléculaires, pharmaciens, chercheurs de l'industrie, etc. On peut créer ses propres bases de données personnalisées sans aucune connaissance préalable ni en bases de données, ni en programmation. Il y a quelques années, une base de données *Russula* a été créée et est à présent disponible gratuitement à l'adresse www.cbs.knaw.nl/russula. A l'heure actuelle, la base de donnée contient 608 records et une démonstration du système a été proposée durant le Congrès. [Traduit par l'éditeur]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 179-184 (2013)

Les excursions du Congrès / Congress excursions

DESCRIPTION DES SITES VISITÉS

Trois excursions ont été organisées durant le Congrès, dans des sites sélectionnés pour leur intérêt mycologique et la diversité de leurs biotopes. Nous donnons ci-dessous une description rapide des endroits visités, ainsi qu'une liste des champignons qui y ont été observés. Nous avons ajouté à cette liste les espèces observées dans des sites visités lors d'excursions improvisées, les après-midi, par quelques participants et organisateurs. Nous remercions tous ceux qui nous ont transmis des listes d'espèces et sommes reconnaissants à Françoise Draye pour les avoir recueillies.

On constatera que les observations ont été particulièrement ciblées sur les Russulales (et même sur les Russulaceae), ce qui explique que, malgré la poussée mycologique particulièrement abondante à cette époque, certains groupes (aphyllophorales, Ascomycètes, ...) soient nettement sous-représentés et que bon nombre d'espèces très communes (*Laccaria laccata*, *Mycena galericulata*, *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, ...) fassent défaut. Par contre, le nombre de *Lactarius* (41 taxa) et de *Russula* (97 taxa) est particulièrement élevé.

Petigny (Couvin), barrage du Ry de Rome – 08.IX.2010

Le site – Le lac du Ry de Rome est une retenue artificielle d'une superficie de 25 hectares, située dans le sud de la province de Namur. Le lac s'étend à une altitude de 290 m, sur la commune de Couvin, à proximité de la frontière française.

Le lac est alimenté par 3 ruisseaux : le Ry de l'Hermitage, le Ry de la Fontaine aux Serpents et le Ry de Rome. Avec un volume moyen de 2,2 millions de m³, il sert à alimenter en eau potable l'entité de Couvin et sa région, soit une population maximale de 60.000 habitants.

Géographie et géologie –Le lac du Ry de Rome est situé à l'extrémité occidentale de l'Ardenne, sur des assises du Dévonien inférieur : Lochkovien (= Gedinnien), Praguien (= Siegenien) et Emsien. Aux abords du barrage, on peut observer des affleurements de schistes bigarrés de St-Hubert ou d'Oignies avec grès, quartzite et sels de fer (limonite, goethite et hématite).

Végétation et flore – Le circuit autour du lac du Ry de Rome permet de découvrir plusieurs types de groupements végétaux bien présents en Ardenne :

- fragments de hêtraie acidophile (*Luzulo-Fagetum*), avec *Luzula luzuloides*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Teucrium scorodonia*, *Deschampsia flexuosa* et *Polygonatum verticillatum*, espèce sub-montagnarde ;
- chênaie à *Quercus petraea* mêlée de *Carpinus* et de *Corylus* ;
- boulaie à *Betula pendula*, quasi omniprésente tout au long du chemin entourant le plan d'eau ;
- quelques plantations de *Pinus sylvestris* sur le versant sud du barrage.

En outre, plusieurs coupes à blanc permettent d'observer *Epilobium angustifolium*, *Digitalis purpurea*, *Senecio ovatus*, *Sambucus racemosa* et *Cytisus scoparius*. A proximité des trois ruisseaux alimentant le barrage, une végétation plus hygrophile se développe, avec notamment *Alnus glutinosa*, *Frangula alnus*, *Juncus effusus*, *Filipendula ulmaria*,

Couvin, Bois de Frasnes – 10.IX.2010

Site et biotope – Le Bois de Frasnes (alt. 190-220 m) se situe en province de Namur, sur la commune de Couvin, entre le village de Géronsart et la N5 Philippeville-Couvin, à hauteur de Roly. Il s'agit d'un bois communal, s'intégrant dans un vaste massif forestier de plusieurs milliers d'hectares.

Sols – Situé en Fagne schisteuse (étage Famennien), le Bois de Frasnes repose sur des sols argileux lourds relativement peu épais.

Végétation et flore – La forêt semi-naturelle en place consiste en une chênaie-charmaie famennienne, où *Quercus robur* domine dans la futaie et *Carpinus betulus* ainsi que *Corylus avellana* dans le taillis. Une aulnaie rivulaire se développe le long des ruisseaux avec notamment *Carex remota*. La strate herbacée compte 18 espèces de *Carex*, dont *C. umbrosa*, espèce très rare dans notre pays. Se côtoient des espèces hygrophiles, des espèces thermophiles, des espèces acidophiles et des espèces neutrophiles (voire calcicoles !) : citons *Achillea ptarmica, Colchicum autumnale, Dactylorhiza maculata* et *D. majalis, Isolepis setacea, Kickxia elatine, Pimpinella saxifraga, Poa trivialis, Stachys officinalis, Succisa pratensis,* et enfin *Tephroseris* (= *Senecio*) *helenitis,* en voie de disparition en Wallonie. De grands peuplements d'épicéas (*Picea abies*) sont également présents sur le site, plus particulièrement au lieu-dit «Les Marais». On y relève la présence de sphaignes (*Sphagnum*) à certains endroits. Çà et là, croissent aussi des *Betula* et *Pinus sylvestris*.

Willerzie (Gedinne), Gros Bois – 11.IX.2010

Parking et point de ralliement – La pierre Bruck (alt. 410 m), au carrefour à 1,5 km de la sortie sud de Willerzie en direction de la Ferme Jacob. Coordonnées GPS : +49° 58' 11", +4° 50' 43".

Le site – Le massif de la Croix-Scaille est un plateau dominant, au nord, la vallée de la Semois et, à l'est, celle de la Meuse. Le lieu dit Croix-Scaille est le point culminant du versant occidental du massif ardennais, avec 503 mètres d'altitude. Il se trouve exactement à la frontière entre la France et la Belgique. Durant la Seconde Guerre mondiale, le massif fut un haut lieu du maquis des Ardennes et un chaînon essentiel de la filière d'évacuation des prisonniers évadés et des aviateurs abattus au-dessus de la Belgique.

Sols – Les sols sont acides. Le plateau fait partie du Massif de Rocroi et ses terrains relèvent principalement du Revinien (Cambrien Supérieur). Les roches constitutives sont des quartzites noirs et des phyllades (formation des Vieux Moulins de Thilay, du nom d'un hameau français tout proche). On peut noter aussi la présence de quelques roches d'origine volcanique et de schistes.

Végétation et flore – Le massif est fortement boisé et comporte de nombreuses zones humides (tourbières, landes marécageuses, ...). Les arbres sont surtout représentés par le hêtre (*Fagus sylvatica*) et l'épicéa (*Picea abies*). On trouve aussi quelques *Betula pendula, B. pubescens, Pinus sylvestris, Pseudotsuga menziesii, Quercus robur* et *Sorbus aucuparia*. On peut observer sur le massif, notamment, *Drosera rotundifolia, Erica tetralix, Eriophorum angustifolium* et *E. vaginatum, Myrica gale, Osmunda regalis, Sphagnum* spp., *Vaccinium oxycoccos* et *V. myrtillus*.

DESCRIPTION OF THE VISITED SITES

Three excursions have been organised during the Congress, in woods selected for their mycological interest and the diversity of their biotopes. We give hereunder a short description of the visited sites, as well as a list of the observed fungi. We added to this list the species which were observed during the "side excursions" improvised, in the afternoons, by some participants and organisers. We thank all those who passed on us lists of species and we are grateful to Françoise Draye to have collected them.

The reader will see that the observations have been particularly centred on the Russulales (and even on the Russulaceae), which explains that, despite the richness of the myco-

logical season, some groups (aphyllophorales, Ascomycetes, ...) are clearly under-represented and that many very common species (*Laccaria laccata*, *Mycena galericulata*, *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, ...) are absent from the list. On the contrary, the number of *Lactarius* (41 taxa) and *Russula* (97 taxa) is remarkably high.

Petigny (Couvin), dam of the Ry de Rome – 08.IX.2010

The site – The lake of the Ry de Rome is an artificial reservoir with an area of 25 hectares. It is located in the south of the province of Namur. The lake lies at an altitude of 290 m, in the commune of Couvin, near the French border. The lake is fed by three streams: the Ry de l'Hermitage, the Ry de la Fontaine aux Serpents and the Ry de Rome. With an average volume of 2.2 million cubic meters, it is used to supply drinking water for the Couvin Region, with a population around 60,000 inhabitants.

Geography and geology – The lake of the Ry de Rome is located at the western end of the Ardennes, on geological strata from the Lower Devonian: Lochkovian (= Gedinnian), Pragian (= Siegenian) and Emsian. In the vicinity of the dam can be observed outcrops of variegated shale of St-Hubert or Oignies, with sandstone, quartzite and iron salts (Limonite, Hematite and Goethite).

Vegetation and flora – The circuit around the lake of the Ry de Rome allows to discover several types of plant communities, well represented in the Ardennes:

- fragments of *Luzulo-Fagetum*, with *Luzula luzuloides*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *Teucrium scorodonia*, *Deschampsia flexuosa* and *Polygonatum verticillatum*, submontane species ;
- *Luzulo-Quercetum*, with *Quercus petraea*, mixed with *Carpinus* and *Corylus* ;
- woods dominated by *Betula pendula*, almost ubiquitous all along the path around the lake ;
- some plantations of *Pinus sylvestris* on the south side of the lake.

Several clearcuts allow to observe *Epilobium angustifolium*, *Digitalis purpurea*, *Senecio ovatus*, *Sambucus racemosa* and *Cytisus scoparius*. Near of the three streams feeding the dam, more hygrophilous plants can be identified: *Alnus glutinosa*, *Frangula alnus*, *Juncus effusus*, *Filipendula ulmaria*, ...

Couvin, Bois de Frasnes – 10.IX.2010

Site and biotope – The Bois de Frasnes (alt. 190-220 m) lies in the province of Namur, on the territory of the commune of Couvin, between the village of Géronsart and the N5 Philippeville-Couvin, near Roly. It is a municipal wood forming part of a vast forest covering thousands of hectares.

Soils – Located in Fagne Shale (Famennian stage), the Bois de Frasnes is growing on heavy clay soils, relatively superficial.

Vegetation and flora – The semi-natural forest is an oak-hornbeam Famennian forest where *Quercus robur* is dominant among the high trees, and *Carpinus betulus* and *Corylus avellana* in the understory. A riparian alder forest, with *Carex remota*, grows along the streams. The herbaceous layer includes 18 *Carex* species, among which *Carex umbrosa*, a very rare species in Belgium. Hygrophilous, thermophilic, acidophilic and neutrophilic (or calcicolous!) species are mingled: *Achillea ptarmica*, *Colchicum autumnale*, *Dactylorhiza maculata* et *D. majalis*, *Isolepis setacea*, *Kickxia elatine*, *Pimpinella saxifraga*, *Poa trivialis*, *Stachys officinalis*, *Succisa pratensis* and, finally, *Tephroseris* (= *Senecio*) *helenitis*, an endangered species in Wallonia. Large stands of spruce (*Picea abies*) are also present on the site, especially at a place called "Les Marais" (The Swamps). *Sphagnum* are growing at some places. Here and there, *Betula* and *Pinus sylvestris* can be observed.

Willerzie (Gedinne), Gros Bois – 11.IX.2010

Parking and rallying point – The "pierre Bruck" (Bruck Stone, alt. 410 m), at the crossroads 1.5 km from the southern exit of Will-

erzie, towards Farm Jacob. GPS Coordinates: +49° 58' 11", +4° 50' 43".

The site – The Croix-Scaille massif is a plateau dominating the Semois valley (north side) and the Meuse valley (east side). The place called Croix-Scaille is the culmination of the western slopes of the Ardennes, with 503 meters of altitude. It is exactly on the border between France and Belgium. During the Second World War, it was a hotbed of maquis of Ardennes and a vital link in the chain of escape for escaped prisoners and pilots, whose aircraft had been shot down over Belgium.

Soils – The soils are acid. The plateau is part of the Massif Rocroi and its grounds are mainly Revinian (Cambrian). The constituent rocks are quartzites and black phyllite. One might also note the presence of some volcanic rocks and shale.

Vegetation and flora – The Croix-Scaille massif is heavily forested and contains many wetlands (bogs, marshy moors, ...). The trees are essentially represented by beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*). Some *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Pseudotsuga menziesii*, *Quercus robur* and *Sorbus aucuparia* are also present. Other plants which can be found on the massif are *Drosera rotundifolia*, *Erica tetralix*, *Eriophorum angustifolium* and *E. vaginatum*, *Myrica gale*, *Osmunda regalis*, *Sphagnum* spp., *Vaccinium oxycoccos* and *V. myrtillus*.

LISTE DES TAXONS OBSERVES
LIST OF OBSERVED TAXA

Les taxons sont présentés par ordre alphabétique. Les noms sont suivis du numéro de la (des) station(s) où le taxon a été observé. La correspondance de ces numéros avec les stations est la suivante :

Taxa are sorted after alphabetical order. Scientific names are followed by the number of the place(s) where the taxon was observed. The correspondence of these numbers with the places is the following one :

Excursions organisées (les sites sont décrits ci-dessus) / Official forays (the sites are described above)

1. Petigny (Couvin), Barrage du Ry de Rome, 08.IX.2010 (101 taxa).
2. Couvin, Bois de Frasnes, 10.IX.2010 (112 taxa).
3. Willerzie (Gedinne), Gros Bois, 11.IX.2010 (51 taxa).

Autres excursions / Other forays

4. Massembre, 07.IX.2010 (A. Methven et al., 9 taxa).
5. Baronville, 09.IX.2010 (J.-P. Legros, 15 taxa).
6. Beauraing, 09.IX.2010 (O. Troupin, 44 taxa).
7. Fagnolles, 09.IX.2010 (R. Chalange et M.-P. Vigneron, 39 taxa).
8. Falmignoule, 09.IX.2010 (J.-M. Godart, 13 taxa).
9. Mariembourg, Fagnes, 09.IX.2010 (J. Nicolas, 35 taxa).
10. Martouzin, 09.IX.2010 (L. Bailly, 6 taxa).
11. Beauraing Nord Est, 10.IX.2010 (R. Chalange et M.-P. Vigneron, 34 taxa).
12. Bihain, 10.IX.2010 (L. Bailly, 3 taxa).
13. Felenne, 10.IX.2010 (L. Bailly, 4 taxa).
14. Ri des Glands, 10.IX.2010 (2 taxa).
15. Apports divers (79 taxa) (En général, il s'agit de récoltes faites avant le Congrès, en des endroits divers et non répertoriés, et qui ont été amenées par les participants).

Agaricus *augustus* 4 ; *A. bitorquis* (= *A. edulis*) 1 ; *A. silvaticus* 1, 6 ; *A. silvicola* 6

Amanita *citrina* 1, 2 ; *A. crocea* 1, 3 ; *A. excelsa* (= *A. spissa*) 1, 2 ; *A. fulva* 1, 2 ; *A. muscaria* 1, 2, 3 ; *A. ochraceomaculata* 1, 6 ; *A. pantherina* 1, 6, 7 ; *A. phalloides* 5, 7 ; *A. rubescens* 1, 2, 7 ; *A. rubescens* var. *annulosulfurea* 1 ; *A. vaginata* 1, 2

Arcangeliella *stephensii* 2

Athelia *decipiens* 10

Boletus *aereus* 2, 6 ; *B. appendiculatus* 1, 6 ; *B. calopus* 3 ; *B. edulis* 1, 2, 3 ; *B. edulis* var *albus* (= *B. persoonii*) 3 ; *B. erythropus* 1, 3 ; *B. luridus* 8 ; *B. pinophilus* 1, 6

Bulgaria *inquinans* 2
Calocera *viscosa* 3
Cantharellus *cibarius* 1 ; *C. tubaeformis* 1
Chalciporus *piperatus* 1
Clitocybe *clavipes* 1 ; *C. costata* 1 ; *C. odora* 6 ; *C. subspadicea* 3 ; *C. vibecina* 6
Clitopilus *prunulus* 1, 2, 6, 7
Collybia *confluens* 1 ; *C. dryophila* 1 ; *C. fusipes* 2, 6 ; *C. peronata* 1
Coprinus *micaceus* 2, 8
Cortinarius *anomalus* 7 ; *C. bolaris* 3 ; *C. causticus* var. *tenuisporus* 2 ; *C. damascenus* 5 ; *C. delibutus* 1, 7 ; *C. hinnuleus* 1 ; *C. lividoochraceus* (= *C. elatior*) 2 ; *C. malachius* 2 ; *C. mucifluoides* 2 ; *C. multiformis* 1 ; *C. olidus* 2 ; *C. phoeniceus* 1, 3 ; *C. purpurascens* 2 ; *C. safranopes* 7 ; *C. semisanguineus* 1 ; *C. stillatitius* 6 ; *C. subtortus* 3 ; *C. vibratilis* 2 ; *C. violaceus* 1, 3, 7
Crepidotus *mollis* 5
Cystolepiota *hetieri* 11 ; *C. moelleri* (= *C. rosea*) 11
Entoloma *lividoalbum* 5 ; *E. pleopodium* (= *E. icterinum*) 11 ; *E. sinuatum* (= *E. lividum*) 7
Fistulina *hepatica* 6
Flammulaster *carpophilus* 3
Galerina *paludosa* 3
Gomphidius *roseus* 1
Gymnopilus *spectabilis* 6
Hebeloma *sacchariolens* 5 ; *H. sinapizans* 1
Helvella *lacunosa* 6
Hydnum *repandum* 2, 7 ; *H. rufescens* 2, 7
Hygrocybe *conica* 1
Hygrophoropsis *aurantiaca* 3, 4
Hygrophorus *cossus* 2, 8 ; *H. eburneus* 5, 6
Hypholoma *fasciculare* 1, 2 ; *H. fasciculare* var. *pusillum* 1 ; *H. sublateritium* 4
Inocybe *cookei* 2, 5, 6, 7 ; *I. geophylla* var. *lilacina* 1 ; *I. griseolilacina* 2
Laccaria *amethystina* 1, 2
Lactarius *acerrimus* 2, 9, 10, 15 ; *L. aquizonatus* 15 ; *L. azonites* 2, 6, 7, 8, 15 ; *L. blennius* 1, 3, 9, 15 ; *L. camphoratus* 1 ; *L. chrysorrheus* 1, 2, 6, 7, 15 ; *L. circellatus* 1, 6, 7, 9, 15 ; *L. citriolens* 1, 15 ; *L. controversus* 15 ; *L. deliciosus* 15 ; *L. deterrimus* 1, 2, 15 ; *L. evosmus* 2, 3, 15 ; *L. flavidus* 2, 10, 15 ; *L. fluens* 9, 15 ; *L. fuliginosus* 1, 2, 6, 9, 15 ; *L. fulvissimus* (= *L. subsericatus* et var. *pseudofulvissimus*) 2, 8, 7, 9, 11, 15 ; *L. glyciosmus* 3, 9, 15 ; *L. helvus* 3, 9, 12, 15 ; *L. hysginus* 1, 2 ; *L. lacunarum* 1, 2, 6, 9, 15 ; *L. pallidus* 3, 6, 10, 15 ; *L. picinus* 2, 15 ; *L. pterosporus* 2, 11, 15 ; *L. pubescens* 1 ; *L. pyrogalus* 1, 2, 8, 11, 15 ; *L. quietus* 1, 2, 7, 9, 11 ; *L. repraesentaneus* 15 ; *L. romagnesii* 3, 7 ; *L. rubrocinctus* 3 ; *L. sanguifluus* 15 ; *L. semisanguifluus* 15 ; *L. subdulcis* 3, 15 ; *L. subumbonatus* 15 ; *L. tabidus* 1, 2 ; *L. torminosus* 1, 8, 9 ; *L. trivialis* 1, 9, 15 ; *L. turpis* (= *L. necator*, *L. plumbeus*) 1, 3, 9, 15 ; *L. uvidus* 2, 6, 7, 10, 11 ; *L. vellereus* 3, 7 ; *L. vietus* 9 ; *L. zonarius* 8, 15
Leccinum *carpini* 1, 2 ; *L. crocipodium* 2, 6 ; *L. duriusculum* 1 ; *L. quercinum* 6 ; *L. scabrum* 1 ; *L. versipelle* 1
Lentinellus *cochleatus* 1
Lepiota *boudieri* (= *L. fulvella*) 11 ; *L. cortinarius* 1 ; *L. cristata* 7 ; *L. felina* 2 ; *L. subalba* 11 ; *L. tomentella* 11
Limacella *ochraceolutea* 11
Lycoperdon *echinatum* 5, 6 ; *L. perlatum* 1
Macrolepiota *excoriata* 2 ; *M. fuliginosa* 6 ; *M. procera* 2
Macrotyphula *juncea* 2
Marasmiellus *ramealis* 2 ; *M. vaillantii* 4
Melanophyllum *eyrei* 11 ; *M. haematospermum* 11
Mycena *leptocephala* 2 ; *M. pura* 4, 7 ; *M. rosea* 6, 7 ; *M. stipata* 2
Panus *conchatus* 3
Phaeolus *schweinitzii* 3
Pholiota *astragalina* 2 ; *P. flammans* 2 ; *P. mutabilis* 1
Pterula *multifida* 2
Ramaria *decurrens* 4 ; *R. formosa* 6
Rhodotus *palmatus* 4
Rickenella *fibula* 2
Russula *acetolens* 2 ; *R. acrifolia* 2, 5, 11, 15 ; *R. adusta* 4 ; *R. aeruginea* 1 ; *R. amarissima* 15 ; *R. amethystina* 1 ; *R. amoenolens* 15 ; *R. anatina* 15 ; *R. anthracina* 2, 15 ; *R. atramentosa* (= *R. anthracina* var. *insipida*) 6, 15 ; *R. atropurpurea* 2, 3, 9, 11, 15 ; *R. aurea* (= *R. aurata*) 7, 15 ; *R. aurora* 3, 7, 15 ; *R. azurea* 2 ; *R. badia* 15 ; *R. betularum* 1, 3, 7, 9, 15 ; *R. brunneoviolacea* 1, 2, 3 ; *R. caerulea* 1, 2, 15 ; *R. carpini* 1, 2, 15 ;

R. chloroides 3, 9, 10, 11, 13, 15 ; *R. chloroides* var. *trachyspora* 2, 15 ; *R. claroflava* 1, 12, 15 ; *R. clavipes* 1 ; *R. cuprea* 2, 7, 15 ; *R. curtipes* 1, 9 ; *R. cyanoxantha* 1, 2, 3, 4, 7, 9, 11, 15 ; *R. cyanoxantha* f. *cutefracta* 2, 9, 15 ; *R. cyanoxantha* f. *peltereaui* 15 ; *R. decipiens* 5, 11, 15 ; *R. densifolia* 1, 2, 3, 6, 7, 9 ; *R. emetica* 2 ; *R. exalbicans* 1, 3, 7 ; *R. faginea* 9 ; *R. farinipes* 2, 15 ; *R. fellea* 3, 15 ; *R. foetens* 2, 6, 9, 11, 15 ; *R. fragilis* 2, 7, 11, 12 ; *R. gracillima* 1, 2, 15 ; *R. heterophylla* 1, 2, 6, 9, 11 ; *R. heterophylla* var *livida* 15 ; *R. illota* 2, 15 ; *R. integra* 11, 15 ; *R. langei* 13 ; *R. laurocerasi* 7 ; *R. lepida* 1, 3, 7, 9, 11 ; *R. lepida* var. *salmonea* 3 ; *R. lilacea* 11 ; *R. lundellii* 1 ; *R. luteotacta* 2, 5, 9, 11, 15 ; *R. mairei* (= *R. fageticola*) 3, 6 ; *R. medullata* 15 ; *R. melitodes* 15 ; *R. melliolens* 2, 3, 15 ; *R. mustelina* 1 ; *R. nigricans* 1, 2, 3, 5, 9, 11, 15 ; *R. nitida* 1 ; *R. ochroleuca* 1, 2, 3, 9, 15 ; *R. odorata* 8, 15 ; *R. olivacea* 5, 6, 7, 9, 15 ; *R. pectinatoides* 1, 13 ; *R. pelargonia* 2 ; *R. persicina* 2 ; *R. persicina* var. *rubrata* 15 ; *R. poikilochroa* 1, 2 ; *R. poikilochroa* f. *heliochroma* 14 ; *R. pseudoaeruginea* 9 ; *R. pseudointegra* 7, 9, 15 ; *R. puellaris* 3, 15 ; *R. puellaris* var. *pseudoabietina* 2 ; *R. puellula* 2 ; *R. queletii* 2, 9, 15 ; *R. raoultii* 2, 15 ; *R. risigallina* 1, 2, 3, 5, 6, 7, 11 ; *R. romellii* 2, 7, 11 ; *R. roseicolor* (= *R. risigallina* f. *luteorosella*) 2, 3 ; *R. rubra* 2, 7 ; *R. rubrocarminea* 2 ; *R. rutila* 11 ; *R. sanguinaria* 11, 15 ; *R. sanguinea* 2 ; *R. sardonia* (= *R. drimeia*) 1, 15 ; *R. sororia* f. *pseudoaffinis* 2, 9 ; *R. subfoetens* 2, 6, 15 ; *R. sylvestris* (= *R. emetica* var. *sylvestris*) 1, 3 ; *R. tinctipes* 2, 11 ; *R. turci* 1, 2 ; *R. velenovskyi* 1, 2 ; *R. versicolor* 1 ; *R. vesca* 1, 2, 6, 9, 11, 15 ; *R. veternosa* 15 ; *R. vinosobrunnea* 8, 9 ; *R. violacea* 14, 15 ; *R. violeipes* 1, 15 ; *R. violeipes* f. *citrina* 1, 3, 13 ; *R. virescens* 2, 6, 11, 15 ; *R. viscida* 2

Suillus *granulatus* 1

Tricholoma *album* 1, 2 ; *T. fulvum* 1 ; *T. roseoacerbum* 2 ; *T. saponaceum* 2 ; *T. saponaceum* var. *squamosum* 2 ; *T. sejunctum* 5 ; *T. stiparophyllum* (= *T. pseudoalbum*) 8 ; *T. sulphureum* 6 ; *T. ustale* 1, 3, 6 ; *T. ustaloides* 2

Tricholomopsis *rutilans* 1, 2

Tylopilus *felleus* 3

Xerocomus *badius* 1, 3, 6 ; *X. chrysenteron* 8 ; *X. rubellus* 1 ; *X. subtomentosus* 2, 6, 7, 8

Xerula *radicata* 1

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 185-195 (2013)

SESSION ARTISTIQUE

Présentation des artistes

Malgré les progrès de la photographie, les aquarelles scientifiques restent un outil irremplaçable pour la recherche. Tenant à la fois de l'art et de la science, ces illustrations mettent en évidence de manière subtile les caractéristiques qui rendent possible, d'un seul coup d'œil, la reconnaissance d'une espèce. De nos jours encore, des naturalistes, amateurs ou professionnels, réalisent toujours de véritables chefs d'œuvre. Il s'agit d'un travail remarquable autant qu'exigeant, car la technique de l'aquarelle ne permet guère de « repentir » en cas d'erreur. Par ailleurs, malgré la rigueur de la méthode, les aquarelles produites sont d'une grande qualité esthétique, puisque les sujets représentés sont eux-mêmes très beaux et les artistes qui les réalisent talentueux.

Le Congrès *Russulales-2010* a voulu célébrer la passion et le travail de cinq artistes, parmi les meilleurs dans le domaine de l'aquarelle mycologique. Nous avons été fiers de les accueillir. Durant tout le congrès, ils ont tenu un atelier ouvert, où ils ont réalisé des aquarelles et ont répondu aux questions du public. Une exposition a présenté une cinquantaine de leurs aquarelles originales. Cette exposition a ensuite été déplacée vers le Jardin botanique national de Belgique (Meise), où elle est restée visible du 15 septembre au 17 octobre 2010, dans le Château de Bouchout. Nous vous présentons ci-dessous ces cinq artistes qui nous ont honorés de leur présence.

ARTISTIC SESSION

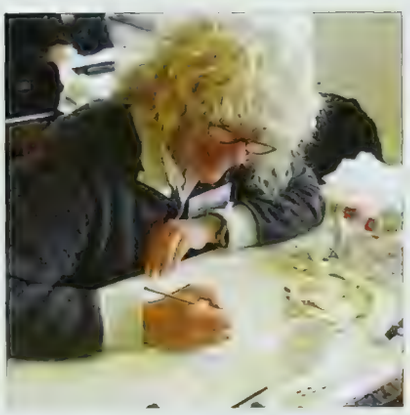
Presentation of the artists

In spite of the progress of the photography, scientific watercolour remains an irreplaceable tool for research. Situated between art and science, these illustrations highlight in a subtle way the characteristics allowing the identification of a species. Nowadays, naturalists, amateurs or professionals, still realize real masterpieces. This is remarkable, because the technique of watercolour hardly allows any correction in case of error. Besides, in spite of the rigor of the method, the produced watercolours are of a high aesthetic quality, because the illustrated fungi are beautiful and the artists most talented.

The Congress *Russulales-2010* wanted to celebrate the passion and the work of five artists, among the very best in the field of the mycological watercolour. We have been proud to welcome them. During the whole congress, they held an open workshop, where they realized watercolours and answered the questions of the public. An exhibition presented about fifty of their original watercolours. This exhibition was then moved towards the national Botanical garden of Belgium (Meise), where it remained visible from September 15th till October 17th, 2010, in the Castle of Bouchout. We present you hereunder these five artists who honoured us with their presence.

Maria-Teresa Basso – Libraire, mycologue amateur et aquarelliste (Italie)

61 Via Valbona, I-17021 Alassio-Moglio (SV), Italia – mykoflora@tiscali.it



Aquarelles exposées / Exposed watercolours – *Lactarius pseudouvidus* et *L. robertianus* (sur la même planche), *Lactarius hysginus*, *Lactarius flavidus*, *Lactarius cistophilus*, *Lactarius rubrocinctus*, *Lactarius cyanopus*, *Lactarius torminosus*, *Lactarius deliciosus*, *Lactarius tesquorum*, *Lactarius ilicis*.

Maria-Teresa Basso étudie un groupe de champignons, le genre *Lactarius*, depuis de nombreuses années. Elle voyage partout en Europe pour les observer et a ainsi pu décrire deux nouvelles espèces pour la science, *Lactarius cyanopus* et *L. pseudoscrobiculatus*. Mais la plupart des mycologues la connaissent surtout pour sa remarquable monographie sur le genre *Lactarius*, publiée en 1999, dans la série des « *Fungi Europaei* ».

Maria Teresa has been studying the genus *Lactarius* for many years, travelling all over Europe to collect most of the *Lactarius* species growing on the continent. She published several papers about that genus, describing two new species, *L. cyanopus* and *L. pseudoscrobiculatus*. Most of the mycologists know her because of her remarkable monograph on European *Lactarius*, published in 1999, in the "*Fungi Europaei*" series.

En savoir plus / More information:
http://www.mtsn.tn.it/russulales-news/people.asp?name=Maria%20Teresa%20Basso

Fabrizio Boccardo – Mycologue amateur et aquarelliste (Italie)

14/11 via Filippo Bettini, I-16162 Genova-Bolzaneto, Italia – micete@libero.it

Aquarelles exposées / Exposed watercolours – *Russula flavispora*, *Russula heterophylla* f. *laeticolor*, *Russula prinophila*, *Russula vinosobrunnea* var. *paraolivacea*, *Russula suberetorum*, *Russula archaeosuberis*, *Russula camarophylla*, *Russula inamoena*, *Russula favrei*, *Russula roseoaurantia*.

Fabrizio Boccardo est diplômé en droit. Sa passion pour la nature trouve son origine dans les vacances d'été de son enfance. Fuyant la ville, il pouvait alors s'adonner à de longues pérégrinations à la recherche des animaux, des plantes et des champignons. Il a réalisé un grand nombre d'aquarelles qui ont illustré plusieurs ouvrages importants, dont le volume 8 de « *Fungi Europaei* » (2003) et *Funghi d'Italia* (2008).

Fabrizio Boccardo is graduate in law. His passion for nature finds its origin in the summer holidays of its childhood. Leaving the city, he could then spend his time in long wanderings, in search of animals, plants and mushrooms. He realized a large number of watercolours, which illustrated several important works, a.o. the volume 8 of the « *Fungi Europaei* » (2003) and *Funghi d'Italia* (2008).

En savoir plus / More information:
http://www.fungoceva.it/fabrizioBOCC/trad-FRANCESE.htm

Bernard Duhem – Muséum national d'Histoire naturelle (Paris, France)

Muséum national d'Histoire naturelle, Direction des Collections, CP 039, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France – duhem@mnhn.fr

Aquarelles exposées / Exposed watercolours – *Russula gossypina* (Madagascar), *Russula heinemannii* (Afrique, Miombo), *Russula discopus* (Madagascar), *Boletus* sp. (Madagascar, sous / under *Eucalyptus*), *Russula prolifica* (Madagascar, sous / under *Eucalyptus*), *Russula testaceoaurantiaca* (Madagascar), *Russula* sp. (Madagascar), *Russula pseudocarmesina* (Madagascar), *Russula bernardii* (Madagascar), *Russula tinctipes* (France), *Lepiota* gr. *josserandii* (France), *Podoserpula* gr. *pusio* (Madagascar), ainsi que des aquarelles représentant des animaux.

Naturaliste, mycologue et illustrateur talentueux, Bernard Duhem est attaché au laboratoire de cryptogamie du *Muséum national d'Histoire naturelle* (Paris). Grand spécialiste des champignons, il a publié plusieurs articles scientifiques (principalement sur les champignons corticioïdes) et a notamment illustré de ses oeuvres divers guides mycologiques, comme *Les Champignons* (Delachaux & Niestlé), *Le Guide des champignons d'Europe*, avec Régis Courtecuisse (Delachaux & Niestlé), et *Les Champignons* (Gallimard Jeunesse). Le *Muséum* lui a commandé des peintures pour sa prestigieuse collection des vélins. Dans ce cadre, B. Duhem a peint un coelacanthe, un requin-baleine et une rose, et a réalisé en 2003 un vélin représentant *Cortinarius ionochlorus*.

Naturalist, mycologist and talented illustrator, Bernard Duhem is attached to the laboratory of Cryptogamy of the *National natural history museum* (Paris). Great specialist of mushrooms, he published several scientific articles (mainly on corticioïdes mushrooms) and illustrated a.o. several mycological guides with his works, as *Les Champignons* (Delachaux & Niestlé), *Le Guide des champignons d'Europe*, together with Régis Courtecuisse (Delachaux & Niestlé), and *Les Champignons* (Gallimard Jeunesse). The *Museum* ordered him paintings for its prestigious collection of vellum. In this frame, B. Duhem painted a coelacanth, a shark-whale and a rose, and realized in 2003 a vellum representing *Cortinarius ionochlorus*.

En savoir plus / More information:
http://bcmsiweb.mnhn.fr/pages/Expositions/10_annees_acquisition/duhem.htm

Omer Van de Kerckhove – Jardin botanique national de Belgique (Meise)

Nationale plantentuin van België, Domein van Bouchout, B-1860 Meise, Belgium – o.vandekerckhove@br.fgov.be

Aquarelles exposées / Exposed watercolours – *Boletus legaliae*, *Boletus depilatus*, *Boletus erythropus*, *Lactarius semisanguifluus*, *Lactarius controversus*, *Lactarius pubescens*, *Russula carpini*, *Coprinus romagnesianus*, *Psathyrella multipedata*, *Amanita muscaria*.

Après avoir étudié l'art graphique et la photographie à Gand, Omer Van de Kerckhove entre au *Jardin botanique national de Belgique* en 1989, où il entame une carrière de dessinateur scientifique. Ses dessins au trait et à l'encre (e.a. mousses, champignons, plantes à fleurs,) ainsi que ses aquarelles ont été publiés dans plusieurs revues belges et étrangères. Il a notamment à son actif plus de 600 aquarelles de champignons destinées à illustrer des publications scientifiques, en particulier une monographie en préparation sur le groupe des Lactaires. Il travaille également la peinture à l'huile et l'aquarelle vers d'autres horizons artistiques, toujours dans un style réaliste (nus, portraits, paysages, natures mortes,). Plusieurs expositions ont été consacrées à son travail

Having studied graphic art and photography in Ghent, Omer Van de Kerckhove enters the National botanic garden of Belgium in 1989, where he begins a career of scientific draftsman. His line and in the ink drawings as well as his watercolours were published in several Belgian and foreign periodicals. He realized a.o. more than 600 watercolours of mushrooms, intended to illustrate scientific publications, in particular a monograph in preparation on the genus *Lactarius*. He also works oil painting and watercolour towards other artistic horizons, always in a realistic style (nudes, portraits, landscapes, still lives). Several exhibitions were dedicated to his work.

Anita Walsmit Sachs – Herbier national des Pays-Bas (Leiden)

7 Boomkruiperlaan, NL-2566 JH den Haag, The Netherlands – anitaws@xs4all.nl

Aquarelles exposées / Exposed watercolours – Paddenstoelenbouquet, *Amanita muscaria*, *Trametes versicolor*, *Lactarius repraesentaneus*, *Lactarius quieticolor* et *Lactarius salmonicolor*, *Lactarius deliciosus*, *Lactarius lignyotus*, *Macrolepiota rhacodes*, *Bjerkandera adusta*, *Amanita gemmata*.

Anita Walsmit Sachs est née à Den Haag (Pays-Bas) en 1948. Elle occupe le poste de directeur du département « Art et illustration scientifique » au *Nationaal Herbarium Nederland*, au sein de l'Université de Leiden. Elle a étudié à l'Académie royale des Beaux-Arts de Den Haag (La Haye), où elle s'est formée dans les disciplines de dessinateur de mode et de professeur d'art. Son travail en botanique est conservé dans les collections du *Hunt Institute for botanical Documentation* et du *New York State Museum*.

Dans le cadre de son travail, elle a organisé des expositions aux Pays-Bas, en France, en Belgique et au Royaume-Uni. Elle travaille l'aquarelle, l'huile, la plume et l'encre. Sous l'égide de la Fondation caritative du Prince de Galles (photo), elle a peint la Flore du jardin de Highgrove, travail qui se retrouve dans le prestigieux *Florilegium Highgrove*. Elle a reçu deux médailles d'or de la *Royal Horticulture Society* et un prix du « Best Botanical Artist ». Elle a gagné le « Margaret Granger Award » et un « Certificate of Botanical Merit » à la *Society of Botanical Artists* et elle dirige leur programme de cours par correspondance. En 2006, elle a fondé la « Dutch Society of Botanical Artists ».

Anita Walsmit Sachs was born in den Haag (Netherlands) in 1948. She is head of the Art Department and is the Scientific Illustrator at the *National Herbarium Nederland*, part of the University of Leiden. She studied at the Royal Academy of Fine Art in The Hague, where she trained as a fashion designer and art teacher. Her botanical work is held in several collections, including the *Hunt Institute for Botanical Documentation* and the *New York State Museum*.

She organized exhibitions in the Netherlands, in France, in Belgium and in the United Kingdom. She works in watercolour, oil, pen and ink. Under the aegis of the Prince of Wales's charitable Foundation (photo), she realized paintings of the flora of the garden of Highgrove. This work will be included in the prestigious Florilegium Highgrove. She received two Golden Medals from the *Royal Horticultural Society* and an award for the "Best Botanical Artist". She also won the "Margaret Granger Award" and a "Certificate of Botanical Merit" at the *Society of Botanical Artists* and she tutors their distance learning programme. In 2006 she founded the Dutch Society of Botanical Artists.

En savoir plus / More information: http://www.anitawalsmitsachs.nl/Biography.html

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 196 (2013)

La réalisation d'un vélin pour le Muséum de Paris

Bernard Duhem

Museum national d'histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris, France
duhem@mnhn.fr

Résumé. – La collection dite des « Vélins du Muséum » a été commencée au XVIIe siècle, déposée à la bibliothèque du Muséum au moment de la Révolution, et compte à ce jour près de 7 000 pièces regroupant essentiellement des représentations du règne végétal et du monde animal, constituant un ensemble artistique et scientifique exceptionnel. Étant le dernier artiste à avoir réalisé plusieurs vélins pour cette même prestigieuse collection, l'auteur propose, après une brève présentation historique, d'expliquer le déroulement de l'exécution du vélin de *Cortinarius ionochlorus*, selon une technique particulière d'aquarelle.

Abstract – Achieving a vellum for the Museum of Paris. The so-called "Vellums of the Museum" collection was begun in the XVIIth century, deposited in the library of the Museum at the time of the Revolution, and currently has nearly 7000 pieces including essentially representations from the vegetable and animal kingdoms, constituting an exceptional artistic and scientific set. Being the last artist to have realized several vellums for the same prestigious collection, the author proposes, after a brief historical presentation, to explain the progress of the execution of the vellum of *Cortinarius ionochlorus*, according to a particular technique of watercolour. [Translated by the editor]

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 197 (2013)

Aquarelle technique for mushrooms illustration

Omer Van de Kerckhove

Nationale plantentuin van België, Domein van Bouchout, B-1860 Meise, Belgium
o.vandekerckhove@yahoo.com

Résumé. Technique de l'aquarelle pour l'illustration de champignons. Une illustration scientifique doit remplir d'autres exigences qu'une oeuvre artistique. Elle contribue à rendre une description plus claire ou donne de l'information sur une espèce. L'aquarelle est utilisée pour la représentation fidèle des champignons. Une illustration bien réalisée garde des avantages par rapport à une photo. On peut y accentuer certains détails et renforcer de subtiles nuances de couleur. De ce fait, une aquarelle est souvent plus illustrative qu'une photo.

Abstract. – A scientific illustration must fulfil other requirements than a work of art. It helps to make a description clearer or provides information on a species. Watercolour paintings are used for accurate representation of fungi. A good illustration keeps advantages compared with a photograph. You can accentuate certain details and enhance subtle colour variations. Therefore, a watercolour is often more illustrative than a photo.

Russulales-2010
Scripta Botanica Belgica **51**: 199-202 (2013)

PROGRAMME DU CONGRES / CONGRESS PROGRAMME

Mardi 07 septembre / Tuesday September 07

14.00 Inscription et installation des participants. / Registration and installation of the participants.

Après-midi : activités libres. / Afternoon: free time.

18.00 **Ouverture officielle du Congrès. / Official opening of the Congress.**

18.45 Apéritif de bienvenue. / Welcome drink.

19.30 Repas du soir. / Supper.

Séance introductive. / Introductory session.

21.00 Présentation du programme du Congrès et des sites d'excursions. / Presentation of the Congress programme and of the excursion sites.

21.15 Jean-Claude Lebrun : La région Fagne-Famenne et son patrimoine naturel.

Mercredi 08 septembre / Wednesday September 08

07.15 Petit déjeuner. / Breakfast.

08.00 **Excursion** : barrage du Ry de Rome (Petigny). **Excursion**: Dam of the Ry de Rome (Petigny).

13.00 Repas de midi. / Lunch.

Séance de conférences : Introduction. / Lecture session: Introduction (Président / Chairman: A. Fraiture).

14.30 Bart Buyck : L'évolution de la taxonomie des Russulales.

15.00 Valérie Hofstetter : Introduction aux techniques moléculaires permettant de tester la classification des champignons.

15.30 Pause. / Break.

Séance de conférences : Les « autres » Russulales. / Lecture session: the "other" Russulales (Président / chairman: R. Chalange).

16.00 Bernard Duhem : Aperçu morphologique des Russulales « sans lames ».

16.30 André Fraiture & Licia Alpago Novello : A propos de l'observation de *Stephanospora chilensis* en Italie.

17.00 André Fraiture : Synopsis du genre *Lindtneria*.

17.30 Pause-café. / Coffee break

Conférence-atelier / Workshop-conference.

18.00 Alain Henriot : Utilisation du logiciel Piximètre pour les mesures au microscope.

19.30 Repas du soir. / Supper.

Travaux pratiques. / Practicals.

21.00 Alain Henriot : Initiation à l'utilisation du logiciel Piximètre.

Jeudi 09 septembre / Thursday September 09

07.15 Petit déjeuner. / Breakfast.

Session artistique : Quand l'art rencontre la science - les peintres des champignons. / Artistic Session: When Art meets Science - mushroom painters

08.30 Ouverture de l'exposition des aquarelles / Opening of the aquarelle exhibition: Maria-Teresa Basso, Fabrizio Boccardo, Bernard Duhem, Omer Van de Kerckhove & Anita Walsmit-Sachs.

10.00 Bernard Duhem : La réalisation d'un vélin pour le muséum de Paris.

10.30 Omer Van de Kerckhove: Aquarelle technique for mushrooms illustration.

Conférence-atelier. / Workshop-conference.

11.00 Jacques Gani : La réalisation de planches mycologiques au moyen d'une table à dessin électronique.

12.30 Repas de midi. / Lunch.

Séance de conférences : Les Russulaceae européennes. / Lecture session: European Russulaceae (Président / Chairman: M. Noordeloos).

14.00 Machiel Noordeloos: Writing a local Flora on *Lactarius* does it have international impact?

14.30 René Chalange : Russules rares ou peu connues.

15.00 Jorinde Nuytinck & Annemieke Verbeken: A revision of *Lactarius* sect. *Deliciosi* (Russulales) in Europe.

15.30 Pause. / Break.

16.00 Slavomír Adamčik, Soňa Jančovičová & Milan Valachovič: Russulaceae (Russulales, Agaricomycotina, fungi) in the thermophilous oak forests of W Slovakia.

16.30 Maria Teresa Basso : Lactaires intéressants, méconnus ou nouveaux de la zone méditerranéenne.

17.00 Licia Alpago-Novello : Une petite russule peu connue : *R. arpalices*

17.30 Pause-café. / Coffee break.

Conférence-atelier. / Workshop-conference.

18.00 Vincent Robert: BioloMICS, a software for the identification of russulas.

19.30 Repas du soir. / Supper.

Travaux pratiques. / Practicals.

21.00 Vincent Robert: Introduction to the identification of russulas with BioloMICS

21.00 Jacques Gani : Initiation à la réalisation de planches mycologiques au moyen d'une table à dessin électronique

Vendredi 10 septembre / Friday September 10

07.15 Petit déjeuner. / Breakfast.

08.00 **Excursion** : Bois de Frasnes (Couvin). / **Excursion**: Frasnes wood (Couvin).

13.00 Repas de midi. / Lunch.

Séance de conférences : **Les Russulales américaines - comparaison avec les espèces européennes. Lecture session**: **American Russulales - comparison with European species** (Président / Chairman: M. Verbeken).

14.30 Ron Petersen & Karen W. Hughes: The concept of "taxa" in some non-mycorrhizal Russulales.

15.00 Andrew Methven: North American and European species of *Lactarius*.

15.30 Jorinde Nuytinck, Elizabet Dhooge & Annemieke Verbeken: *Lactarius* (Russulales) in Europe and North America: some look-alikes tested molecular- and morphologically.

16.00 Bart Buyck & Slavomír Adamčik: The *Russula xerampelina* complex (Russulales, Agaricomycotina) in North America.

16.30 József Geml & D. Lee Taylor: Biodiversity and molecular ecology of *Russula* and *Lactarius* in Alaska based on soil and sporocarp DNA sequences.

17.00 Pause-café.

Conférence-atelier. / Workshop-conference.

17.30 Marcel Lecomte : Les réactifs sulfoaldéhydiques (SAL) et leur utilisation pour l'étude des Russulales.

Travaux pratiques. / Practicals.

18.15 Marcel Lecomte : L'utilisation des réactifs sulfo-aldéhydiques pour la détermination des russules et des lactaires.

19.30 Dîner du Congrès. / Congress dinner.

Samedi 11 septembre / Saturday September 11

07.15 Petit déjeuner. / Breakfast.

08.00 **Excursion** : le Gros Bois, massif de la Croix Scaille à Willerzie (Gedinne). / **Excursion**: Gros Bois, at the Croix Scaille (Willerzie, Gedinne).

13.00 Repas de midi. / Lunch.

Séance de conférences : **Les Russulaceae tropicales. / Lecture session**: **Tropical Russulaceae** (Président / Chairman: A. Fraiture).

14.30 Paul Pirot (Belgique) : Russulales de Madagascar – observations de terrain.

Séance de conférences : **Derniers résultats des recherches sur les Russulales. / Lecture session**: **Latest results of the researches on Russulales** (Président / Chairman: B. Buyck)

15.00 Kobeke Van de Putte, Jorinde Nuytinck & Annemieke Verbeken: *Lactarius volemus* (Russulales): from a traditional morphological species to a worldwide species complex.

15.30 Dirk Stubbe, Jorinde Nuytinck & Annemieke Verbeken: Global phylogeny of *Lactarius gerardii* and allied species

16.00 Bart Buyck & Valérie Hofstetter : Vers une nouvelle classification infragénérique des russules.

16.30 Annemieke Verbeken & Jorinde Nuytinck: Not every milkcap is a *Lactarius*.

17.00 Pause-café. / Coffee break.

Conférence-atelier. / Workshop-conference.

17.30 Jerry Thorn (G.-D. Luxembourg) : Détermination de la couleur de la sporée des russules par photo numérique et traitement avec PAINT.

Travaux pratiques. / Practicals.

18.30 Jerry Thorn (G.-D. Luxembourg) : Initiation à la détermination de la couleur de la sporee des russules par photo numérique et traitement avec PAINT.

19.30 Repas du soir. / Supper.

Dimanche 12 septembre / Sunday September 12

08.30 Petit déjeuner. / Breakfast.

09.30 **Cérémonie de clôture. / Closing ceremony.**

Scripta Botanica Belgica **51**: 203-207 (2013)

LISTE DES PARTICIPANTS / LIST OF PARTICIPANTS

Slavomir ADAMCIK, 14 Dubravska Cesra, SK-84523 Bratislava, Slovaquie / Slovakia - *slavomir.adamcik@savba.sk*

Arpalice ALPAGO-NOVELLO, 17 Via Unita d'Italia, I-37132 Verona, Italie / Italy – *licia.alpago@libero.it*

Luc BAILLY, 1 sur les Chênes, B-6960 Manhay – *mycoluc@gmail.com*

Maria-Teresa BASSO, 61 via Valbona, I-17021 Alassio, Italie / Italy – *mariateresabasso@alice.it*

Jacqueline BERNAUD, 10 rue du Lama, B-1180 Bruxelles, Belgique / Belgium – *jacquelinebe@skynet.be*

Fabrizio BOCCARDO, 14/11 Via Filippo Bettini, I-16162 Genova-Bolzaneto, Italie / Italy - *micete@libero.it*

Rony BOEYKENS, 12 Mersenhevenstraat, B-3722 Kortessem, België / Belgium – *boeykens.ronny@telenet.be*

André BURNOTTE, 35 rue de la Spinette, B-6800 Libramont-Chevigny, Belgique / Belgium – *aburnotte@skynet.be*

Bart BUYCK, Museum national d'histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris, France – *buyck@mnhn.fr*

Dany CARNIAUX, 8 avenue Bel Heid, B-4900 Spa, Belgique / Belgium – *dany.carniaux@base.be*

Philippe CERCLEY, 43 route de Dijon, F-29910 Noiron-sous-Gevrey, France – *philippe.cercley@orange.fr*

René CHALANGE, 45 rue du docteur Calmette, F-91170 Viry-Chatillon, France – *rene.chalange@free.fr*

Michèle CHOLET, 59 rue Saint André, F-77760 Boissy-aux-Cailles, France – *choletmichele@orange.fr*

Jacques CHOQUENET, 46 chemin des Fonceaux, F-91310 Linas-Montlhery, France – *jacques.choquenet@wanadoo.fr*

Madame CHOQUENET, 46 chemin des Fonceaux, F-91310 Linas-Montlhery, France – *jacques.choquenet@wanadoo.fr*

Bernard CLESSE, 3 rue du Bailli, B-5600 Fagnolle, Belgique / Belgium – *b.clesse@base.be*

Pierre COLLIN, 8 avenue de la Jonction, CH-1907 Saxon, Suisse / Switzerland – *pp.collin@laposte.net*

Jean-Pierre DANAUX, 116 bte 12 Tomberg, B-1200 Bruxelles, Belgique / Belgium – *vt6236895@tele2allin.be*

Joke DE SUTTER, 15 Bloemenlaan, B-2950 Kapellen, België / Belgium – *joke.de.sutter@pandora.be*

Robin DORST, 9 Herderstrasse, D-31141 Hildesheim, Allemagne / Germany – *rda-pilzarbeitskreis.de*

Reynald DOSSOGNE, 11 avenue Jean Monnet, F-92130 Issy-les-Moulineaux, France
r.dossogne@orange.fr

Françoise DRAYE, 56 rue des combattants, B-5000 Beez (Namur), Belgique / Belgium
draye_fr@hotmail.com

Bernard DUHEM, Museum national d'histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris, France
duhem@mnhn.fr

Jean-Claude ESTATICO, 8 Les Résidences Cugnot, F-55190 Void Vacon, France –
estatico@wanadoo.fr

Francis FARCY, F-72190 Neuville-sur-Sarthe, France – *af.farcy@orange.fr*

Arlette FARCY, F-72190 Neuville-sur-Sarthe, France – *af.farcy@orange.fr*

André FEVRIER, 6 rue des Chardonnerets, F-72700 Etival-lès-Le-Mans, France –
fevrier.etival@wanadoo.fr

Jacqueline FEVRIER, 6 rue des Chardonnerets, F-72700 Etival-lès-Le-Mans, France
andre.fevrier.etival@wanadoo.fr

Sylvana FLUGISTALER, 2 Obere Halde, CH-8546 Islikon, Suisse / Switzerland –
flue@bluewin.ch

André FRAITURE, Jardin botanique national de Belgique, domaine de Bouchout, B-1860 Meise, Belgique / Belgium – *fraiture@br.fgov.be*

Jacques GANE, 6 rue des Jardins sous la Fontaine, F-57950 Montigny-Les-Metz, France
jgane@orange.fr

Jozsef GEML, National Herbarium, Postbox 9514, NL-2300-RA Leiden, Netherlands (Holland)
geml@nhn.leidenuniv.nl

Chrystelle GERARD, 29 allée B rue de l'Oratoire, F-69300 Caluire, France
christellegerard99@yahoo.fr

Jean-Paul GIAZZI, 14 rue Albert Gos, CH-1206 Genève, Suisse / Switzerland
jp.giazzi@sunrise.ch

Jean-Marie GODART, 1b rue de la source, B-4570 Marchin (Huy), Belgique / Belgium
jeanmarie.godart@skynet.be

Françoise GRASPERGER, 4 place Dubost, F-89600 Saint-Florentin, France –
francoise.grasperger@orange.fr

Félix HAMPE, 17 An der Kleinen Mühle, D-99198 Erfurt-Lindenbach, Allemagne / Germany
felix.hampe@email.de

Alain HENRIOT, 1 Allée des Lilas, F-35590 Acigne, France – *alain-henriot@wanadoo.fr*

Valerie HOFSTETTER, Agroscope Changins-Wädenswil, Case postale 1012, CH-1260 Nyon 1, Suisse / Switzerland – *valerie.hofstetter@acw.admin.ch*

Karen HUGUES, University of Tennessee, 37996-1100 Knoxville, U.S.A. – *khughes@utk.edu*

Michel JAVAYON, 4 rue des Closeaux, F-91790 Boissy-sous-St-Yon, France
michjava@cegetel.net

Raffaello JON, 2 via Gobetti, I-13900 Biella, Italie / Italy – *raffaello.jon@googlemail.com*

Josette KEFUSS, 49 rue Jonas, F-31200 Toulouse, France – *myckefaz@wanadoo.fr*

Steve KELLY, 1 Church Hill, Bedmond Abbots Langley, WD50RW Hertfordshire, U.K.
stephen.kelly@talktalk.net

Margaret KELLY, 1 Church Hill, Bedmond Abbots Langley, WD50RW Hertfordshire, U.K.
stephen.kelly@talktalk.net

Teresa LEBEL, Birdwood Avenue, Aus-3141 South Yarra, Australia – *teresa.lebel@rbg.vic.gov.au*

Marie-Thérèse LECLANCHE, 3 rue du Petit Champ, F-72390 Lavare, France – *marie-therese.leclanche@orange.fr*

Marcel LECOMTE, 117 basse chaussée, B-5022 Cognelée (Namur), Belgique / Belgium – *mlecomte@skynet.be*

Jean-Pierre LEGROS, 14 rue de Malonne, B-5150 Floreffe, Belgique / Belgium – *jeanpierrelegros@versatel.be*

Jean LHOEST, 20 Bte 9 Ruelle Cracsot, B-5660 Couvin, Belgique / Belgium – *lhoest.couvin@skynet.be*

Francine LHOEST, 20 Bte 9 Ruelle Cracsot, B-5660 Couvin, Belgique / Belgium *lhoest.couvin@skynet.be*

Alfred LOSS, 6 Allée des Ecureuils, B-6280 Loverval, Belgique / Belgium – *alfred.loss@ping.be*

Helga MARXMULLER, 15 Zehentbauernstrasse, D-81539 München, Allemagne / Germany

Jean-Paul MAURICE, 18 bis Place des Cordeliers, F-88300 Neufchâteau, France – *jpmaurice.myco@yahoo.fr*

Sacha MELERA, 6 Int Gruss, CH-6702 Claro, Suisse / Switzerland – *sacha.melera@postmail.ch*

Jean-Pierre MERAL, 2 rue des Colibris, F-45680 Dordives, France – *meral.jp@wanadoo.fr*

Camille MERTENS, 4 rue du Maustichy, B-1460 Ittre, Belgique / Belgium – *camillemertens48@hotmail.com*

Gaby MERTENS, 4 rue du Maustichy, B-1460 Ittre, Belgique / Belgium – *camillemertens48@hotmail.com*

Yolande MERTENS, 116 Bte 12 Tomberg, B-1200 Bruxelles, Belgique / Belgium *yolande_mertens@hotmail.com*

Andrew METHVEN, Eastern Illinois University, Charleston, 61920 Illinois, U.S.A. – *asmethven@eiu.edu*

Bernard MOYERSOEN, 52 rue G. Thiriart, B-4000 Liège, Belgique / Belgium – *bmoyersoen@hotmail.com*

Machiel NORDELOOS, National Herbarium, Postbox 9514, NL-2300-RA Leiden, Pays-Bas / Netherlands – *noordeloos@nhn.leidenuniv.nl*

Raymond NOTTE, 6 avenue du Champ des Monts, B-1300 Wavre, Belgique / Belgium *raymond.notte@yucom.be*

Anne NOTTE-LECLERQUE, 6 avenue du Champ des Monts, B-1300 Wavre, Belgique / Belgium *raymond.notte@yucom.be*

Jorinde NUYTINCK, Universiteit Gent, 35 Ledeganckstraat, B-9000 Gent, België / Belgium *jorinde.nuytinck@ugent.be*

Bernard OERTEL, 6 Auf dem Huegel, D-53121 Bonn, Allemagne / Germany *b.oertel@uni-bonn.de*

Edgard OMS, 24 rue de la Concorde, F-66170 Millas, France – *oms.edgar@neuf.fr*

Joseph PELLICANI, 8 rue Hotteux, B-4630 Soumagne (Aye), Belgique / Belgium *pellicani@euphonynet.be*

Umberto PERA-VIAREGGIO, Italie / Italy

Ronald PETERSEN, University of Tennessee, 37996-1100 Knoxville, U.S.A. *repete@utk.edu*

Liliane PETRE, 2 rue Fond du Try, B-1342 Limelette, Belgique / Belgium *lilianepetre@skynet.be*

Paul PIROT, 10 rue des Peupliers, B-6840 Neufchâteau, Belgique / Belgium *paul.pirot.mycology@skynet.be*

Carlo PIURI, 1 via Udine, I-20030 Lentate sul Seveso, Italie / Italy – *info@la-brughiera.it*

Serge PREVOST, 268 de la Gare, B-6880 Bertrix, Belgique / Belgium – *serge.prevost@skynet.be*

Claude QUINTIN, 9 rue du Pays Minier, B-4400 Flémalle, Belgique / Belgium – *claude.quintin@teledisnet.be*

Michel RENARD, La Seigne, F-03250 Le Mayet de Montagne, France – *mirenard@wanadoo.fr*

Vincent ROBERT, Centraalbureau voor Schimmelcultures (CBS), 8 Uppsalalaan, 3584CT Utrecht, Pays-Bas / Netherlands – *v.robert@cbs.knaw.nl*

Michel SENEE, 18 avenue François Mitterrand, F-72110 Saint-Cosme-en-Varais, France – *m.senee@free.fr*

Monique SENEE, 18 avenue François Mitterrand, F-72110 Saint-Cosme-en-Varais, France – *m.senee@free.fr*

Stuart SKEATES, 55 Cherville street, Rompsey, SO518FB Hampshire, U.K. – *stuart@skeates.me.uk*

Dirk STUBBE, Univ. Gent, 35 Ledeganckstraat, B-9000 Gent, België / Belgium – *dirk.stubbe@ugent.be*

Claude SWENNEN, 12 rue de la Bourlotte, B-4530 Villers-le-Bouillet – *claude.swennen@scarlet.be*

Jerry THORN, 8 Millefeld, L-9776 Wilwerwiltz, GD Luxembourg – *jthorn@pt.lu*

Julien THURION, 7 route de Briis, F-91460 Marcoussis, France – *jthur@wanadoo.fr*

Françoise THURION, 7 route de Briis, F-91460 Marcoussis, France – *jthur@wanadoo.fr*

Oscar TROUPIN, 9-11 rue Léon Souguenet, B-4130 Esneux, Belgique / Belgium *cary.troupin@scarlet.be*

Colette TROUPIN, 9-11 rue Léon Souguenet, B-4130 Esneux, Belgique / Belgium *cary.troupin@scarlet.be*

Norbert VALMORBIDA, 36 rue Kleesenberg, L-4982 Reckange-Mess, GD Luxembourg *nvalmorbida@hotmail.com*

Omer VAN DE KERCKHOVE, Nationale plantentuin van België, Domein van Bouchout, B-1860 Meise, België / Belgium – *o.vandekerckhove@yahoo.com*

Kobeke VAN DE PUTTE, Univ. Gent, 35 Ledeganckstraat, B-9000 Gent, België / Belgium *kobeke.vandeputte@ugent.be*

Annemieke VERBEKEN, Univ. Gent, 35 Ledeganckstraat, B-9000 Gent, België / Belgium *mieke.verbeken@ugent.be*

Jean-Pierre VIDONNE, 69 rue du 8 mai 1945, F-77260 Reuil-en-Brie, France – *jvidonne@club.fr*

Marie-Paule VIGNERON, 21 allée des châtaigniers, F-77000 Vaux-le-Penil, France *mp.vigneron@free.fr*

Anita WALSMIT SACHS, 7 Boomkruiperlaan, NL-2566 JH Den Haag, The Netherlands *anitaws@xs4all.nl*

Birgitta WASSTORP, Ulriksdal, Kuskbostaden, Sw-17079 Solna, Suède / Sweden *birgitta.wasstorp@royalcourt.se*

Joannes WERTS, 9 Hensberlelei, B-2230 Brasschaat, België / Belgium *joannes.werts@pandora.be*

Jaap WISMAN, 53 Prinses Irenelaan, NL-3832-CB Leusden, Pays-Bas / Netherlands *swisman@planet.nl*

Jean-Jacques WUILBAUT, 18 rue Antoine Clesse, B-7000 Mons, Belgique / Belgium *jjw.myco@skynet.be*

Danielle YVERNEAU, 32 rue de la Morteau, F-08360 Château-Porcien, France *yver08@hotmail.fr*

Liste des participants, classés par pays / List of participants, sorted by country

ALLEMAGNE / GERMANY : Félix Hampe, Helga Marxmuller, Bernard Oertel.

AUSTRALIE / AUSTRALIA : Teresa Lebel.

BELGIQUE – BELGIUM : Luc Bailly, Jacqueline Bernaud, Rony Boekens, André Burnotte, Bart Buyck, Dany Carniaux, Bernard Clesse, Jacques Devos, Joke De Sutter, Jean-Pierre Danaux, Françoise Draye, André Fraiture, Jean-Marie Godart, Marcel Lecomte, Jean-Pierre Legros, Francine et Jean Lhoest, Alfred Loss, Gaby et Camille Mertens, Yolande Mertens, Charles Mottard, Bernard Moyersoen, Annie et Raymond Notte, Jorinde Nuytinck, Joseph Pellicani, Liliane Petre, Paul Pirot, Serge Prévost, Claude Quintin, Dirk Stubbe, Claude Swennen, Colette et Oscar Troupin, Omer Van De Kerckhove, Kobeke Van De Putte, Annemieke Verbeken, Joannes Werts, Jean-Jacques Wuilbaut.

ETATS-UNIS / U.S.A. : Karen Hugues, Ronald Petersen, Andrew Methven.

FRANCE : Philippe Cercley, René Chalange, Michèle Cholet, Mme et Jacques Choquenet, Robin Dorst, Reynald Dossogne, Bernard Duhem, Jean-Claude Estatico, Arlette et Francis Farcy, Jacqueline et André Février, Jacques Gane, Chrystelle Gérard, Françoise Grasperger, Alain Henriot, Michel Javayon, Josette Keyffus, Marie-Thérèse Leclanche, Jean-Paul Maurice, Jean-Pierre Meral, Edgar Oms, Michel Renard, Monique et Michel Senée, Françoise et Julien Thurion, Jean-Pierre Vidonne, Marie-Paule Vigneron, Danielle Yverneau.

GD LUXEMBOURG : Jerry Thorn, Norbert Valmorbida.

GRANDE BRETAGNE / UNITED KINGDOM : Margaret and Steve Kelly, Stuart Skeates.

ITALIE / ITALY : Arpalice Alpago Novello, Maria Teresa Basso, Fabrizio Boccardo, Raffaello Jon, Umberto Pera-Viareggio, Carlo Piuri.

PAYS-BAS / NETHERLANDS : Jozsef Geml, Machiel Noordeloos, Anita Walsmit Sachs, Jaap Wisman.

SLOVAQUIE / SLOVAKIA : Slavomir Adamčik.

SUEDE / SWEDEN : Birgitta Wasstorp.

SUISSE / SWITZERLAND : Pierre Collin, Sylvana Flugistaler, Jean-Paul Giazzi, Valérie Hofstetter, Sacha Melera.

Scripta Botanica Belgica **51**

The present issue contains the Proceedings of the international congress Russulales-2010, held in Massembre (Heer-Agimont, Belgium) from 7 to 12 September 2010. The congress was organized by the *Association des Mycologues Francophones de Belgique* (AMFB) and gathered hundred mycologists interested in the systematics, the ecology, the floristics and the chorology of Russulales (Basidiomycota, Fungi). The programme included lecture sessions, field excursions, workshop-conferences, work in the microscopy room and an artistic session.

Le présent volume contient les Actes du congrès international Russulales-2010, qui a eu lieu à Massembre (Heer-Agimont, Belgique) du 7 au 12 septembre 2010. Ce congrès était organisé par l'*Association des Mycologues Francophones de Belgique* (AMFB). Il a rassemblé une centaine de mycologues amateurs et professionnels intéressés par la systématique, l'écologie, la floristique et la chorologie des Russulales (Basidiomycota, Fungi). Le programme incluait séances de conférences, excursions, conférences-ateliers, travail en salle de microscopie, ainsi qu'une session artistique.

9 789072 619914

ISBN 9789072619914
EAN 9789072619914
ISSN 0779-2387
D/2013/0325/002